

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre CRÉTÉ

Pharmacien
Lauréat de la Faculté de Pharmacie
Ex-Interne et Lauréat des Hôpitaux de Paris (Médailles d'argent)

1^{re} THÈSE. — Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores. Contribution à l'étude des formations haustoriales.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1942, devant la Commission d'examen.

MM. BLARINGHEM, *Président.*

PLANTEFOL
MANGENOT } *Examineurs.*

PARIS

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

—
1942

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre CRÉTÉ

Pharmacien

Lauréat de la Faculté de Pharmacie

Ex-Interne et Lauréat des Hôpitaux de Paris (Médailles d'argent)

1^{re} THÈSE. — Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores. Contribution à l'étude des formations haustoriales.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1942, devant la Commission d'examen.

MM. BLARINGHEM, *Président.*

PLANTEFOL { *Examineurs.*
MANGENOT }

PARIS

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1942

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyens honoraires . . M. MOLLIARD.

M. CH. MAURAIN.

Doyen M. P. MONTEL, *Professeur*, Théorie des fonctions.

<i>Professeurs honoraires</i>	LÉON BRILLOUIN.	G. BERTRAND.	CAULLERY.
	AUGER.	CH. FABRY.	CARTAN.
	DANGEARD.	LÉON BERTRAND.	E. BORREL.
	LESPIEAU.	WINTREBERT.	A. COTTON.
	VERSIOT.	DUBOSQ.	J. DRACH.
	FORTIER.	BOHN.	M. GUICHARD.
	LAPICQUE.	RABAUD.	LABROUSTE.

PROFESSEURS

Charles PÉREZ . . . T	Zoologie.	TOUSSAINT . . .	Technique Aéronautique.
L. BLARINGHEM . . T	Botanique.	M. CURIE . . .	Physique (P. C. B.).
G. JULIA T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	G. RIBAUD . . . T	Hautes températures.
C. MAUGUIN . . . T	Minéralogie.	CHAZY T	Mécanique rationnelle
A. DENJOY . . . T	Géométrie supérieure.	GAULT	Chimie (P. C. B.).
L. LUTAUD . . . T	Géographie physique et Géologie dynamique.	CROZE	Recherches physiques.
G. BRUHAT . . . T	Physique.	DUPONT T	Théories chimiques.
E. DARMOIS . . . T	Enseignement de Physique.	VALIRON T	Calcul différentiel et intégral.
A. DEBIERNE . . . T	Physique générale et Radioactivité.	BARRABÉ	Géologie structurale et géologie appliquée.
A. DUFOUR . . . T	Physique (P. C. B.).	MILLOT	Biologie animale (P. C. B.).
L. DUNOYER . . . T	Chimie physique.	F. PERRIN	Théories physiques.
M. JAVILLIER . . . T	Chimie biologique.	VAYON T	Analyse et mesures chimiq..
Henri VILLAT . . . T	Mécanique des fluides et applications.	G. DARMOIS . . T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Ch. JACOB T	Géologie.	CHATTON T	Biologie maritime.
P. PASCAL T	Chimie générale.	AUBEL	Chimie biologique.
M. FRÉCHET . . . T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.	J. BOURCART . .	Géographie physique et Géologie dynamique.
E. ESCLANGON . . T	Astronomie.	M ^{me} JOLIO-CURIE.	Physique générale et Radio-activité.
H. BÉGHIN T	Mécanique physique et expérimentale.	PLANTEFOL . . .	Biologie végétale (P. C. B.).
FOCH T	Mécanique expérimentale des fluides.	CABANNES . . . T	Recherches physiques.
PAUTHENIER . . .	Physique (P. C. B.).	GRASSÉ T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
De BROGLIE . . . T	Théories physiques.	PRÉVOST	Chimie organique.
CHRÉTIEN	Optique appliquée.	BOULIGAND . . .	Mathématiques.
PRENANT T	Anatomie et Histologie comparées.	CHAUDRON . . .	Chimie (P. C. B.).
VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.	WYART	Minéralogie.
COMBES T	Physiologie végétale.	TEISSIER	Zoologie.
GARNIER T	Application de l'analyse à la géométrie.	MANGENOT . . .	Biologie végét. (P. C. B.).
PÉRÉS T	Mécanique rationnelle.	P. AUGER	Physique.
HACKSPILL T	Chimie minérale.	MONNIER	Physiologie générale.
		PIVETEAU	Géologie.
		ROCARD	Physique.
		H. CARTAN . . .	Calcul différentiel.
		SCHAEFFER . . . T	Physiologie générale.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire . . . D. TOMBECK



Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores

Contribution à l'étude des formations haustoriales

AVANT-PROPOS

Ce travail se rapporte à l'étude embryologique des Labiatiflores. Il porte sur trente-huit espèces appartenant à vingt-neuf genres et quatorze tribus et sous-tribus des Labiées et dix espèces appartenant à six familles voisines. Il comporte les divisions suivantes :

- A. — Introduction et liste des espèces étudiées.
- B. — Partie descriptive.
- C. — Conclusions générales et Résumé.

La partie descriptive comprend, pour chaque genre examiné, un court historique, puis une étude histologique détaillée et des conclusions ; l'étude histologique elle-même porte successivement sur le tégument ovulaire, le sac embryonnaire et son contenu, c'est-à-dire, essentiellement, l'albumen et l'embryon. Après chaque tribu pour les Labiées, après chaque famille pour les autres Labiatiflores, on s'est efforcé de dégager les enseignements que l'on peut tirer de l'étude embryologique des différents représentants examinés jusqu'à ce jour.

C'est surtout sur le conseil de Monsieur R. SOUÈGES, dont j'ai été l'élève et le collaborateur aux Travaux pratiques de Micrographie de la Faculté de Pharmacie de Paris, que j'ai entrepris ces recherches. Il m'a initié aux techniques spéciales, liées aux études de cytologie et d'embryogénie et m'a fait comprendre la fécondité des résultats auxquels je pouvais arriver ; de tout cela, je lui garde une profonde reconnaissance.

Qu'il me soit permis d'adresser à Monsieur le Professeur L. BLA-

RINGHEM, Membre de l'Institut, mes remerciements respectueux pour l'intérêt qu'il a porté aux résultats de mes travaux.

Monsieur le Professeur L. PLANTEFOL m'a fourni de très utiles indications sur le mode de présentation de cet ouvrage ; ma plus vive gratitude lui est acquise, ainsi qu'à Monsieur le Professeur G. MANGENOT, auprès de qui j'ai toujours trouvé l'accueil le plus bienveillant.

J'adresse tous mes remerciements à Monsieur A. EICHHORN, aujourd'hui Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy, et à Monsieur C. GUINET, Jardinier en Chef du Muséum d'Histoire naturelle à Paris, qui m'ont prêté leur dévoué concours pour la récolte de mes échantillons.

Ayant poursuivi mes recherches surtout dans le Laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris, je prie Messieurs les Professeurs P. GUÉRIN et D. BACH de croire à mes sentiments respectueusement reconnaissants pour l'intérêt qu'ils n'ont cessé de me témoigner.

TABLEAU DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES

a, antipodes ; *ac*, appareil conducteur ; *aet*, assise externe du tégument séminal ; *ai*, assise interne du tégument séminal ; *al*, albumen proprement dit ; *anth*, anthérozoïde ; *as*, assise interne du mésocarpe ; *c*, chalaze ; *cc*, cellule chalazienne (cellule basale des auteurs) ; *ch*, cellules à caractère haustorial ; *cm*, cellule micropylaire, sœur de la cellule chalazienne ; *e*, embryon ; *end*, endocarpe ; *ep*, épicarpe ; *h*, hile ; *hc*, haustorium chalazien ; *hm*, haustorium micropylaire ; *m*, micropyle ; *ms*, mésocarpe ; *np*, noyau polaire ; *ns*, noyau secondaire ; *oo*, oospore ; *p*, pétale ; *pe*, péricarpe ; *ps*, poil sécréteur ; *r*, raphé ; *s*, sépale ; *se*, sac embryonnaire ; *sh*, suçoirs différenciés à partir de la cellule haustoriale ; *st*, style ; *sy*, synergide ; *tl*, tissu lignifié ; *tp*, tube pollinique ; *zi*, zone d'influence digestive ; *zia*, zone d'influence digestive de l'albumen ; *zie*, zone d'influence digestive de l'embryon ; ω , oosphère.

ca, cellule apicale du proembryon bicellulaire ; *cb*, cellule basale du proembryon bicellulaire ; *ci*, cellule fille inférieure de la cellule basale *cb* ; *co*, coiffe ; *d*, cellule fille supérieure de la cellule intermédiaire *m* ; *h*, hypophyse ; *iec*, initiales de l'écorce au sommet radiculaire ; *l*, étage correspondant aux octants supérieurs ; *l'*, étage correspondant aux octants inférieurs ; *m*, cellule intermédiaire, fille de la cellule basale *cb* ; *mc*, méristème cortical du cotylédon ; *mo*, méristème vasculaire cotylédonaire ; *n*, cellule fille supérieure et *n'*, cellule fille inférieure de la cellule *ci* ; *de*, dermatogène ; *pe*, périblème ; *pl*, plérome ; *pr*, péricycle ; *q*, quadrants.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551820_0013

I

INTRODUCTION

En 1917, dans une étude portant sur le *Plantago media*, K. Schnarf faisait remarquer les difficultés auxquelles se heurtent les études comparées du développement embryologique, chez les Gamopétales (99). Malgré le grand nombre d'espèces qu'il avait examinées lui-même, il était obligé de recourir, pour établir ses rapports, aux travaux de Hofmeister. Quel que fût le mérite de ce dernier savant qui, de l'avis général, peut être, avec Tulasne, considéré comme l'un des pères de l'embryologie végétale, il n'en reste pas moins que ses travaux ne répondent plus à ce que l'on exige, à notre époque, des observations embryogénétiques. La cause principale de l'imperfection des résultats résidait dans les méthodes d'examen. N'oublions pas que les techniques modernes ne commencèrent à être utilisées que vers 1895 ; c'est alors, seulement, que l'on fixa les organes, que l'on fit des inclusions en paraffine qui permirent l'établissement de coupes en série, colorables directement sur les lames porte-objets ; d'autre part, la technique de coloration à l'hématoxyline ferrique n'a été publiée par Heidenhain qu'en 1892. A partir de cette époque, on pourra donc tenir compte, non plus seulement de la position définitive des parois cellulaires, mais aussi des caractères du cytoplasme et du noyau ; les cytodièreses, en particulier, par l'observation des figures mitotiques, permettront de déterminer l'âge, l'origine et le rôle des premiers blastomères, ainsi que l'ordre d'apparition réel des parois de segmentation. Il n'est donc pas étonnant qu'à l'époque où Schnarf écrivait, il pouvait se plaindre des lacunes profondes qui existaient dans les connaissances embryologiques. Avant la publication de l'important travail de Schnarf sur les Labiées, l'étude comparative de Jacobsson-Stiasny (65), parue en 1914, et celle que Samuelsson (93)

avait effectuée l'année précédente n'ont pu tenir compte que d'observations d'un caractère souvent très douteux. Il n'en est plus de même aujourd'hui et les chercheurs sont maintenant nombreux qui s'attachent à l'étude du développement de l'albumen. Pour les Labiées, les Verbénacées et les Gesnéracées, par exemple, on s'est efforcé de suivre les premières segmentations de l'albumen et de déterminer l'origine de ces formations haustoriales si intéressantes qui apparaissent chez les Gamopétales et dont le rôle physiologique, encore discuté, semble être cependant d'une importance primordiale. Les recherches ont montré que les premières segmentations et les formations haustoriales étaient, en général, très comparables à celles que Schnarf avait remarquablement étudiées chez les Labiées.

Or, l'ovule et la graine constituent les parties de la plante les plus intéressantes pour la détermination des affinités des espèces et des genres : ils sont beaucoup moins influencés par les agents extérieurs que bon nombre d'autres parties de la plante, soumises de façon plus intense à l'action des agents mécaniques et physiques ; c'est ainsi que, chez les Gamopétales, nombre d'auteurs, entre autres Wettstein (156), Schmid (97), Samuelsson (93), Jacobsson-Stiasny (65) ont attiré l'attention sur la signification systématique probable des formations haustoriales. Il convient évidemment d'être très réservé sur l'utilisation de tels critères qui ne peuvent être pris comme bases d'une classification courante, par suite des difficultés que l'on éprouve à les mettre en évidence ; ils peuvent, cependant, servir à trancher des questions portant sur des liens de parenté difficiles à définir entre des espèces, des genres ou des familles.

Quant à l'embryogénie, elle a effectué presque tous ses progrès depuis 1910, époque à laquelle R. Souèges entreprit l'étude systématique du développement des embryons chez les Angiospermes, en suivant rigoureusement la marche de la segmentation à partir de l'œuf jusqu'à la différenciation définitive des régions fondamentales du corps. L'embryogénie, déclare Souèges, « s'occupant moins des formes réalisées au terme de l'évolution individuelle que des rapports multiples qu'offrent les parties des jeunes formes qui se succèdent aux principaux stades d'une ontogénèse, nous fait connaître les lois primordiales du développement, nous livre, par le fait même, la clef de l'organisation essentielle des organismes et nous fait assister à leur complication graduelle » (134). Ailleurs, il écrit : « ... il est nécessaire de bien connaître, dans les plus intimes détails, les premiers termes du développement des organismes, si l'on veut.

être fixé sur leurs parentés, leur ascendance, et retrouver leur origine dans un passé dont nous n'avons pas pu être les témoins » (130).

Au cours de ce travail, je me suis attaché à l'étude de l'albumen et de l'embryon chez les Labiatiflores. Ce choix a été fixé, avant tout, par l'importance que présentent les Labiatiflores, non seulement parmi les Gamopétales, mais aussi dans la série tout entière des plantes angiospermes. Déjà pour Eichler (37), les Labiées et les Scrofulariacées sont au centre d'un groupement important d'autres familles qui, toutes, peuvent leur être rattachées par quelque caractère commun. Les Labiatiflores sont considérées, en général, comme particulièrement évoluées en raison de la zygomorphie des fleurs, de la réduction de l'androcée à 4-2 étamines, égales ou inégales, du gynécée à deux carpelles au lieu de cinq, etc. Pour Coulter et Chamberlain (31), l'alliance des Personales ou Labiatiflores constituerait le groupe le plus évolué des Gamopétales hypogynes, tout particulièrement remarquable par le développement marqué de leur zygomorphie florale : les Personales représenteraient le grand groupe zygomorphique des Gamopétales, comme les Légumineuses le grand groupe zygomorphique des Dialypétales, comme les Orchidées le grand groupe zygomorphique des Monocotylédones. Enfin, les ordres des Personales et des Lamiales formeraient un subphylum naturel, d'après Hutchinson (64), par la réduction dans le nombre des étamines et la zygomorphie de la corolle ; ils seraient plus élevés dans l'évolution que les Astérales, et les Lamiales devraient être considérées comme les plus évoluées des Métachlamydées. Il est donc particulièrement intéressant de s'appliquer à l'étude des albumens et des embryons de cette alliance et de s'efforcer d'en dégager les caractères qui peuvent nous renseigner sur le degré plus ou moins élevé de perfection de ces plantes. D'autre part, j'ai porté une attention toute particulière aux rapports des haustoriums et de l'albumen ; je me suis efforcé de vérifier les rapports physiologiques qui peuvent exister entre ces diverses formations et de mettre en valeur les modifications qui se produisent en l'absence ou lors de la disparition d'un des organes habituels du sac embryonnaire. J'ai laissé de côté les Scrofulariacées, déjà très suffisamment étudiées pour que l'on puisse comparer à leurs représentants ceux des groupes voisins ; depuis les travaux de Schmid (97), en particulier, l'origine, le développement et le mode de résorption des haustoriums, dans cette famille, nous sont connus de façon satisfaisante. Parmi les Labiées, de nombreux genres ont

été également étudiés. Les travaux principaux sont ceux de Schnarf (98) et de Junell (67 et 68). Cependant, beaucoup de tribus restaient encore à examiner après que Schnarf eût publié le résultat de ses recherches et Junell ne s'est pas toujours attaché à donner le développement complet de l'albumen ; ses investigations ont souvent porté sur la formation du sac embryonnaire et sur les premiers stades du développement de l'albumen, en particulier, qu'il comparait aux divers types donnés par Schnarf ; il ne dit fréquemment rien de l'ovule âgé, ni des relations existant entre les formations haustoriales et l'albumen. Aussi, ai-je repris l'étude de Labiées, même étudiées récemment, le point de vue envisagé par mes prédécesseurs étant fréquemment assez différent du mien. J'ai joint à l'étude détaillée de quatorze tribus et sous-tribus des Labiées, celle de quelques représentants des Verbénacées, des Orobanchacées, des Gesnéracées, des Bignoniacées, des Plantaginacées et des Loganiacées.

A ces observations sur l'albumen et sur les formations haustoriales a été ajoutée l'étude du développement de l'embryon pour chacun des genres étudiés. Les résultats ont été très intéressants, puisqu'ils ont permis de confirmer la grande homogénéité qui règne à cet égard, parmi les Labiatiflores. Les auteurs précédents, (Schnarf, Junell, etc.), n'ont pas généralement tenu compte de l'embryon dans leurs recherches et dans les conclusions qu'ils en ont tirées. C'est pourquoi, il ne nous a pas paru superflu d'entreprendre de nouvelles recherches, étant donné surtout que, dans les processus de la séminogenèse, tous les phénomènes morphologiques et physiologiques sont liés à la formation de l'embryon, concourent au développement du jeune sporophyte dans des conditions bien déterminées. Tout se tient dans la jeune graine, toutes les productions sont interdépendantes, toutes prennent leur part à la nutrition de l'embryon et à sa construction.

* * *

Il est difficile de traiter un semblable sujet sans rappeler succinctement quels sont les divers types de cloisonnement de l'albumen d'après Schnarf (102), ce qu'on entendra par haustorium et quelles sont les lois du développement de l'embryon chez les Labiées, telles qu'elles ont été établies par R. Souèges (124).

loppement important et jouant, physiologiquement, un rôle nutritif évident.

Le tableau suivant est inspiré d'une revue publiée par Souèges (129) sur la physiologie embryonnaire ; il met en évidence les origines diverses des formations haustoriales.

TABLEAU II

1.	haustoriums développés aux dépens	des antipodes	{	à nombre normal ou anormal avec formes et dimensions excessivement variables.
2.	—	des synergides		
3.	—	des mégaspores	{	a. terminaux (vésicules ou cœca) b. latéraux (diverticules).
4.	—	du sac embryonnaire		
5.	—	de l'albumen	{	a. chalaziens seulement. b. micropylaires seulement. c. chalaziens et micropylaires.
6.	—	de l'embryon		
			{	a. rôle des cotylédons. b. rôle du suspenseur.

Au cours de cette étude, on rencontrera des suçoirs du type 5, appartenant aux trois variétés *a*, *b* et *c*.

C. — Tableau récapitulatif des lois du développement de l'embryon chez les Labiées du type *Mentha*, d'après R. Souèges.

TABLEAU III

PREMIÈRE GÉNÉRATION.

Proembryon	{	à 2 cellules disposées en 2 étages	}	ca = pco + pvt + phy + icc cb = iec + co + s

DEUXIÈME GÉNÉRATION.

Proembryon	{	à 4 cellules disposées en 3 étages	}	q = pco + pvt + phy + icc m = iec + co + s (en partie) ci = s (en partie)

TROISIÈME GÉNÉRATION.

Proembryon	} q	Ces trois étages sont ceux que l'on observe à la deuxième génération ; leurs destinées sont les mêmes.
à 6 cellules		
disposées		
en 3 étages		

QUATRIÈME GÉNÉRATION.

Proembryon	} $l = pco + pvt$
à 12 cellules	
disposées	
en 6 étages	

ca et *cb*, cellules apicale et basale ; *q*, quadrants ; *m*, cellule intermédiaire et *ci*, cellule inférieure de la tétrade ; *d* et *f*, cellules filles de *m* ; *n* et *n'*, cellules filles de *ci* ; *pco*, partie cotylée d'où naissent les cotylédons ; *pvt*, point végétatif de la tige ; *icc*, initiales du cylindre central de la racine ; *phy*, partie hypocotylée d'où dérivent la tige hypocotylée et la racine ; *iec*, initiales de l'écorce de la racine ; *co*, coiffe et *s*, suspenseur.

Avant de passer à la partie descriptive, je donne la liste des familles et des espèces examinées. Les tribus des Labiées sont rangées selon l'ordre adopté par Briquet dans Engler et Prantl (19 et 20).

LABIÉES

Ajugoideae.

Ajuga reptans L.
Teucrium Botrys L.
Teucrium Scorodonia L.
Amethystea coerulea L.

Lallemantia iberica Fisch. et Mey.
Lallemantia peltata Fisch. et Mey.
Brunella vulgaris L.
Melittis Melissophyllum L.
Phlomis alpina Pall.
Phlomis chrysophylla Boiss.
Galeopsis Tetrahit L.
Galeopsis pyrenaica Bartl.
Lamium purpureum L.

Prasioideae.

Prasium majus L.

Lamium album L.

Scutellarioideae.

Scutellaria minor L.

Leonorus Cardiaca L.

Stachyoideae.

Marrubium pannonicum Reichb.
Sideritis hirsuta L.
Sideritis scordioides L.
Glechoma hederacea L.
Nepeta Cataria L.
Nepeta macrantha Fisch.
Dracocephalum Ruyschiana L.
Dracocephalum Mairei Emberger.
Dracocephalum thymiflorum L.
Lophanthus chinensis Benth.

Ballota foetida Lamk

Salvia pratensis L.

Salvia Sclarea L.

Ziziphora tenuior L.

Melissa officinalis L.

Calamintha grandiflora Moench

Thymus Serpyllum L.

Origanum vulgare L.

Mentha viridis L.

Perilla arguta Benth.

Ocimoideae.

Ocimum Basilicum L.

VERBÉNACÉES

Verbena officinalis L.

Lantana camara L.

OROBANCHACÉES

Orobanche Hederae Duby.

Orobanche Teucrii Schultz.

Orobanche amethystea Thuill.

GESNÉRACÉES

Streptocarpus hybride du *S. achimenoeflorus* et du *S. kewensis*.

Ramondia pyrenaica Rich.

BIGNONIACÉES

Catalpa Kaempferi Sieb. et Zucc.

PLANTAGINACÉES

Plantago lanceolata L.

LOGANIACÉES

Buddleia variabilis Hemsley.

II

PARTIE DESCRIPTIVE

1. — LABIÉES

Les Labiées sont riches en espèces, quinze cents environ, réparties en quelque cent cinquante genres. Au point de vue qui nous occupe, il faut surtout retenir que les divers représentants des Labiées sont très difficiles à grouper au sein de la famille. C'est ainsi que la classification de Briquet (20) est très différente de celle de Benthham dans *Prodromus* et dans *Genera Plantarum* (10). Si les *Ajugoideae* et les *Prostantheroideae* se distinguent aisément des autres Labiées par leur style non gynobasique, les autres tribus, par contre, ont souvent des limites imprécises ; faute de caractères saillants, des caractères très secondaires, parfois, servent à distinguer les genres. On en trouve un exemple frappant dans les *Melissinae* : Briquet groupe dans le genre *Melissa* les *Calamintha*, les *Micromeria*, les *Clinopodium*, etc. que bien des ouvrages considèrent encore comme autant de genres séparés. Ces questions seront reprises très succinctement à propos de chaque tribu, mais on peut en déduire, dès maintenant, que tous les rapports embryologiques sont loin d'être dépourvus d'intérêt dans cette famille, où les caractères morphologiques externes sont trop fréquemment impuissants à séparer de façon rigoureuse les genres et les tribus.

a) TRIBU DES *AJUGOIDEAE*

La tribu des *Ajugoideae* tire son importance de ce qu'on la considère, en général, comme formant transition entre les Labiées et les Verbénacées. Dans Engler et Prantl (19), elle est rangée parmi les Labiées sous le nom de Labiées Verbénoïdes et renferme les deux

sous-tribus des *Ajugeae* et des *Rosmarineae*. C'était déjà l'ordre adopté par Bentham dans *Prodromus* et *Genera Plantarum* (10). Or, si les *Ajugoideae* sont proches des Verbénacées, elles se rattachent plutôt aux Viticées qu'aux Verbénées, comme le fait remarquer Van Tieghem (145). Telle est également l'opinion de S. Junell (67) qui regroupe le complexe Verbénacées-Labiées de façon toute différente : pour lui, les Verbénacées ne comprennent plus que la tribu des *Verbenoideae* ; les Labiées embrassent les autres tribus, à l'exception des *Stilboideae* ; dans cette classification, les *Ajugeae* deviennent une sous-tribu des *Viticoideae* et les *Rosmarineae* s'incorporent aux *Stachyoideae*. C'est là un remaniement intéressant, basé sur une observation attentive de la structure carpellaire et du mode d'insertion des ovules. En ce qui nous concerne, nous tiendrons compte de ces liens de parenté établis entre les Verbénacées et les *Ajugeae* pour voir si la structure de l'albumen, le développement de l'embryon, permettent de les confirmer.

La transformation de l'ovule en graine a été l'objet déjà d'un certain nombre de travaux et trois genres, à cet égard, sont connus de façon satisfaisante sur la dizaine que compte la tribu.

<i>Amethystea</i>	S. Junell (67), 1934
—	P. Crété, 1942
<i>Teucrium</i>	L. Guignard (51), 1893
—	F. Billings (13), 1909
—	S. Junell (67), 1934
—	P. Crété, 1942
<i>Ajuga</i>	W. Hofmeister (61), 1858
—	K. Schnarf (98), 1917
—	S. Junell (67), 1934
—	P. Crété, 1942

Le développement de l'embryon, inconnu jusqu'alors, est également décrit au cours de cette étude, chez les trois genres qui précèdent.

Ajuga reptans L.

En 1917, K. Schnarf (98) a étudié de façon précise l'albumen de l'*Ajuga reptans* L., sur lequel W. Hofmeister (61), en 1858, avait déjà donné quelques indications. La même question a été reprise par S. Junell (67), en 1934, au sujet de l'*A. chia* Poir. et de l'*A. Chamaepithys* (L.) Schreb. Les données qui vont suivre portent, à nouveau, sur l'*A. reptans* L.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — L'accroissement du tégument ovulaire s'effectue de façon régulière sur tout le pourtour du sac embryonnaire. L'assise interne et la région chalazienne méritent plus particulièrement d'attirer l'attention.

1. — Assise interne du tégument. — Après fécondation de l'ovule, la plupart des cellules tégumentaires perdent le caractère embryonnaire ; seule, une partie de l'assise interne conserve un aspect méristématique pendant les premières divisions de l'albumen (fig. 2 et 3) ; cet aspect s'observe seulement sur le pourtour de la chambre supérieure du sac embryonnaire, à l'exclusion de la portion amincie et recourbée, dirigée vers la chalaze ; quant au tégument qui borde la chambre micropylaire, il est formé de grandes cellules, pauvres en protoplasme et groupées irrégulièrement.

L'assise interne du tégument, dans sa portion différenciée, est fréquemment appelée par les auteurs *tapis* ou *assise épithéliale* ; ses cellules hautes et riches en protoplasme continuent à se diviser radialement lors des premières segmentations de l'albumen ; leur aspect se modifie par la suite : elles s'étirent parallèlement à l'axe de l'ovule, surtout sur la face du sac opposée au raphé, et se vident progressivement de leur contenu ; elles conservent plus longtemps leur forme primitive et leur activité aux deux extrémités de la chambre chalazienne.

2. — Région chalazienne. — Je n'ai pas observé l'hypostase lignifiée décrite par Schnarf, entre l'extrémité du sac embryonnaire et l'aboutissement des éléments conducteurs de sève ; il n'existe à ce niveau, qu'une ou deux assises de cellules très petites à parois d'abord cellulosesques, puis lignifiées, dans les ovules âgées.

3. — Assise externe du tégument. — Comme le signale Schnarf, il n'existe pas de trichome à la surface externe de l'ovule de l'*A. repens*.

B. — Le sac embryonnaire. — Légèrement incurvé, dès les premières divisions de l'albumen, il comprend deux chambres sensiblement aussi volumineuses, auxquelles nous attribuerons les noms de *chambre chalazienne* et de *chambre micropylaire* (fig. 1).

La chambre chalazienne est, en grande partie, bordée par le

tapis ; elle est étirée selon l'axe de l'ovule et renflée dans sa partie moyenne ; l'extrémité chalazienne est amincie et recourbée en forme de bec dans la direction des éléments conducteurs du raphé ; l'autre extrémité constitue une sorte d'étranglement par où s'établit la communication avec la chambre micropylaire.



FIG. 1 à 9. — *Ajuga reptans* L. — Albumen : en 1, 4, 5 et 6, coupes longitudinales schématiques des carpelles ; en 2 et 3, sacs embryonnaires après fécondation ; en 7, aspect détaillé d'un haustorium micropylaire âgé ; en 8 et 9, aspect détaillé de la région chalazienne. G. : 30 pour 1, 4, 5 et 6 ; 150 pour 7, 8 et 9 ; 195 pour 2 et 3.

Par la suite, la chambre chalazienne s'accroît de façon considérable et surtout en longueur, son extrémité supérieure se recourbe encore plus nettement au niveau de la chalaze (fig. 4 et 5).

La chambre micropylaire, arrondie en 1, cesse assez rapidement de croître et prend une forme irrégulière (fig. 5 et 6). L'étranglement qui réunit les deux chambres s'accroît d'abord de façon notable, puis disparaît dans la graine subadulte.

Passons maintenant à l'étude du contenu du sac embryonnaire.

1. — Antipodes et synergides. — Les antipodes persistent assez longtemps à l'extrémité du bec chalazien, sans présenter de signes de désorganisation (fig. 2) ; elles sont encore identifiables à des stades avancés de la maturation ovulaire, comme ceux qui sont figurés en 8 et 9.

Les synergides, situées de part et d'autre de l'oospore, près du micropyle, disparaissent fort rapidement après la fécondation ; elles ne subsistent plus qu'à l'état de traces dans l'ovule jeune figuré en 3.

2. — Albumen. — D'après Junell, la cellule chalazienne, issue de la première segmentation de l'albumen, ne se divise plus ; en raison de son emplacement et du rôle qu'on attribue généralement à de telles cellules, on peut la désigner sous le nom de suçoir ou d'haustorium chalazien (*hc*). Toujours d'après Junell, la cellule micropylaire issue de la première segmentation se partage transversalement en deux éléments superposés : l'élément supérieur donne naissance à la masse principale d'albumen *al*, ou albumen proprement dit, qui reste entièrement logée dans la chambre chalazienne ; l'élément inférieur se divise en deux cellules incomplètement séparées par une cloison longitudinale ; à cet appareil, on attribuera le terme de suçoir ou d'appareil haustorial micropylaire *hm*.

a) Albumen proprement dit. — En 2, n'existe encore qu'une seule cellule d'albumen proprement dit. En 3, ce dernier comprend une quinzaine d'éléments ; les segmentations sont plus actives dans la région qui avoisine l'haustorium chalazien. En 4 et 5, l'albumen s'est élargi et surtout allongé de façon considérable ; en comparaison, l'embryon n'est encore que fort peu développé. En 6, l'albumen est arrivé à sa taille définitive, mais l'embryon subadulte en a digéré une importante partie. Dans la graine adulte, persiste, d'après Guignard (51), un albumen relativement abondant.

Les figures 8, 9 et 10 témoignent d'un comportement particulier de l'albumen sur ses limites avec l'haustorium chalazien. A ce niveau, certaines cellules se différencient des éléments voisins par leur contenu protoplasmique dense, chromatophile, et par le volume de leur noyau. Au stade figuré en 8, on remarque trois de ces cellules dans la partie élargie du « bec » chalazien ; une quatrième, également existante, n'a pas pu être représentée en raison

de sa disposition. En 9 et 10, des cellules différenciées sont groupées, à l'intérieur même de la portion amincie du sac, en une série d'étages ne renfermant chacun qu'un nombre réduit d'éléments.

L'autre extrémité de l'albumen proprement dit, située dans la portion étranglée du sac, est également constituée d'éléments à caractères particuliers : à partir de la chambre micropylaire, on compte, dans l'albumen, plusieurs étages de quelques cellules allongées, vivement chromatophiles ; leur emplacement dans l'ovule est désigné par *ch* en 4 et 5.

Un caractère important, commun à toutes ces cellules spécialisées, est d'avoir une durée de vie inférieure à celle des autres éléments de l'albumen.

b) Haustorium chalazien. — La cellule qui constitue l'haustorium chalazien présente deux caractères fort nets : elle tire son origine, d'après Junell, du premier cloisonnement de l'albumen et, d'autre part, ne se cloisonne plus jusqu'à sa désorganisation. En 2 et 3, elle renferme un protoplasme peu abondant, une grande vacuole et deux noyaux de volume identique à celui des noyaux de l'albumen proprement dit. En 8, il n'y a toujours qu'une cellule, mais elle est beaucoup plus grande ; elle ne renferme qu'un noyau d'une huitaine de μ de diamètre, taille comparable à celle des noyaux des cellules différenciées dans la région chalazienne par l'albumen proprement dit ; les autres noyaux des cellules d'albumen ne dépassent pas le diamètre de 2 μ . En 9, l'haustorium est particulièrement développé, son protoplasme est dense, peu vacuolaire ; il renferme deux noyaux d'une dizaine de μ de diamètre, pourvus d'importants nucléoles. En 10, le stade est marqué par une vacuolisation importante du protoplasme ; il précède de peu la disparition de la cellule.

Junell a observé un seul noyau dans l'haustorium chalazien des espèces d'*Ajuga* qu'il a étudiées ; chez l'*A. reptans*, l'état binucléé est, au contraire, plus fréquent que l'état mononucléé.

c) Haustorium micropylaire. — Isolé lors des tout premiers cloisonnements de l'albumen, il est représenté en 2 par deux cellules juxtaposées, séparées par une cloison longitudinale dans la chambre chalazienne et fusionnées dans la chambre micropylaire où les deux noyaux ont émigré. Les noyaux atteignent le diamètre important d'une dizaine de μ , mais ne sont pas accompagnés d'un protoplasme abondant. En 3, les noyaux se sont placés de part et d'autre du tube flexueux de l'oospore, sur le point de pénétrer dans l'albumen

proprement dit. Les destinées de l'haustorium micropylaire sont celles de la chambre qui le contient : ses dimensions croissent faiblement et se stabilisent avec rapidité. De forme vaguement tétraédrique à un certain moment de la croissance de l'ovule (fig. 4), les noyaux s'arrondissent ensuite, aux stades âgés (fig. 7) ;



FIG. 10 à 22. — *Ajuga reptans* L. — Albumen et embryon : en 10, appareil haustorial chalazien d'un albumen âgé ; de 11 à 22, stades principaux du développement de l'embryon : en 15, quadrants ; en 16, octants ; en 17, 18 et 19, différenciation du dermatogène et de l'hypophyse ; en 20, différenciation du périblème et du plérome ; en 22, stade précédant l'apparition des cotylédons. G. : 500 ; 70 pour 10.

simultanément. le nucléole diminue et le protoplasme avoisinant se raréfie.

L'haustorium persiste encore, bien que fort altéré, dans des ovules aussi âgés que celui qui est figuré en 6.

3. — Embryon. — Les règles de développement de l'embryon sont sensiblement identiques à celles qui ont été observées par R. Souèges (122 et 125), chez le *Glechoma hederacea*. Le proembryon

unicellulaire donne naissance, par division transversale, à deux cellules superposées ; en 12, la cellule apicale a subi déjà une division longitudinale, par contre, la cellule basale ne s'est pas encore segmentée. Le retard apporté par le suspenseur à se cloisonner ne permet pas d'observer fréquemment le stade de la tétrade en T. En 15, figurent les cellules quadrants surmontant un suspenseur tricellulaire ; dans ce dernier, la cellule moyenne *m* s'est divisée, tandis que l'élément inférieur *ci* présente une activité réduite. Au stade des octants, figuré en 16, la cellule inférieure du suspenseur est toujours indivise, seule s'est dédoublée la cellule moyenne.

Le dermatogène se différencie normalement à partir des octants, dans les deux étages *l* et *l'* (fig. 17). C'est à peu près à ce moment que se place l'individualisation hypophysaire : elle peut s'effectuer par une cloison courbe en forme de verre de montre, qui s'insère sur les parois inférieures du dermatogène (fig. 18) ; mais, très fréquemment, il apparaît une cloison oblique qui s'insère en partie sur la paroi latérale (fig. 19) ou inférieure de la cellule mère.

L'étude des embryons figurés en 21 et 22 indique une grande rapidité des cloisonnements de l'axe hypocotylé et de la région hypophysaire. Les protubérances cotylédonaire apparaissent tardivement et de nombreuses segmentations transversales s'effectuent auparavant dans l'étage supérieur *l*.

La formation du suspenseur est assez particulière, car les divisions se produisent dans les cellules inférieures à l'élément *d*, avant la différenciation hypophysaire (fig. 17). On compte dix articles dans le suspenseur *sensu lato* du proembryon déjà bien développé représenté en 21. En 13, figure un proembryon anormal, tant par la taille de ses cellules et le volume de ses noyaux, que par son mode de segmentation : les noyaux des deux cellules, filles de la cellule apicale, sont en métaphase ; il s'agit donc du stade qui précède immédiatement la formation des quadrants ; le suspenseur, au lieu d'être unicellulaire ou bicellulaire comme c'est le cas général chez les *Ajuga* à cette époque, est tricellulaire, la cellule inférieure *ci*, fille de la cellule basale *cb*, s'étant déjà segmentée.

CONCLUSIONS

Quelles données peut-on tirer, pour l'étude physiologique du sac embryonnaire et de son contenu, des observations anatomiques qui viennent d'être rapportées ?

L'haustorium chalazien joue un rôle assurément important dans

la nutrition de l'albumen ; à cela le voue son emplacement au point d'arrivée des substances alimentaires dans le sac embryonnaire ; il est plus difficile de préjuger de ses fonctions exactes. N'a-t-il qu'un rôle de succion et de transport ? Assure-t-il, surtout, le métabolisme des aliments qui lui parviennent et les rend-il assimilables pour l'albumen proprement dit ? L'aspect très spécial, tant protoplasmique que nucléaire, de la cellule rend plus vraisemblable la seconde hypothèse. Il est intéressant de noter que l'haustorium chalazien n'atteint son plein développement que lors de la disparition des antipodes : beaucoup d'auteurs attribuent une grande importance à cette sorte de cellules dans la nutrition de l'albumen ; ici, l'haustorium semble bien se substituer à elles et les remplacerait ainsi dans leurs fonctions.

Les cellules de l'albumen proprement dit, situées dans l'amin-cissement chalazien du sac embryonnaire, rappellent beaucoup par leur aspect les caractères de la cellule haustoriale et, si l'on tient compte encore de leur emplacement vis-à-vis de cette dernière, on peut penser qu'elles concourent, au même titre que le suçoir, à l'alimentation de l'albumen.

Le rôle de l'haustorium micropylaire est plus difficile à préciser ; il ne provoque pas de destruction des parois cellulaires dans les téguments voisins, mais il pourrait contribuer à la disparition progressive du contenu des cellules qui entourent la chambre micropylaire ; ce contenu cellulaire, digéré et rendu assimilable, passerait aux cellules de l'albumen par l'intermédiaire du suçoir. Rappelons que les éléments, qui assurent, dans l'étranglement du sac embryonnaire, une communication entre le suçoir et le reste de l'albumen proprement dit, ont un protoplasme plus dense et une forte affinité pour les colorants ; ces caractères sont en partie identiques à ceux des cellules situées à l'autre extrémité de l'albumen, en bordure de l'haustorium chalazien ; la comparaison de ces faits permet de penser qu'il y a passage actif de substances de l'haustorium micropylaire à l'albumen, comme c'est assurément le cas pour l'haustorium chalazien.

Chez l'*A. reptans*, les suçoirs persistent longtemps, surtout dans la région micropylaire.

Le tapis présente un aspect actif aux stades jeunes de l'albumen ; il peut alors fort bien intervenir comme assise digestive vis-à-vis du tégument environnant dont les cellules se vident, en tout cas, de leur contenu. Bientôt, cependant, son aspect change assez pour

qu'il ne puisse plus avoir qu'un rôle purement mécanique dans la délimitation de l'albumen.

L'albumen proprement dit se développe d'abord de façon bien plus intense que l'embryon. Ce dernier conserve longtemps une taille réduite, puis il grandit rapidement en digérant l'albumen parvenu à l'état adulte.

Teucrium Botrys L.

Teucrium Scorodonia L.

Tandis que Billings (13) s'est attaché à l'étude de l'albumen du *Teucrium canadense*, Junell (67) a porté plus particulièrement son attention sur l'albumen du *T. Botrys* ; L. Guignard (51) a décrit les poils sécréteurs qui recouvrent la surface ovulaire de divers *Teucrium* ; enfin, des recherches de S. Wagner (150) ont contribué à la connaissance de la structure du péricarpe à l'intérieur du genre. Les observations qui suivent ont trait au *T. Botrys* L. et au *T. Scorodonia* L.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est très comparable, dans son aspect et son développement, à celui de l'*Ajuga reptans* et il n'existe pas à ce sujet de différences importantes entre les deux espèces de *Teucrium* étudiées. L'assise interne, l'assise externe et la région chalazienne présentent certaines particularités.

1. — Assise interne du tégument. — Sur le pourtour de la chambre chalazienne seulement, et à l'exception de la région avoisinant la chalaze, on remarque une assise épithéliale que son aspect identifie au tapis des *Ajuga* ; cette assise n'est active qu'aux premiers stades du développement de l'albumen ; ses éléments s'étirent ensuite, puis disparaissent ; sa persistance est plus grande aux deux extrémités de la chambre (fig. 23 et 23 a).

2. — Région chalazienne. — Il existe, autour de l'extrémité chalazienne du sac, quelques petites cellules dont les parois se lignifient dans les ovules âgés et qui sont en rapport avec les éléments conducteurs du raphé.

3. — Assise externe du tégument. — L'assise externe donne naissance, chez le *T. Scorodonia*, à un trichome qui n'existe pas chez le *T. Botrys* ; cette particularité a déjà été notée par Guignard et Junell.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est fortement incurvé, surtout chez le *T. Scorodonia*. Comme chez les *Ajuga*, il est divisé en une chambre micropylaire et une chambre chalazienne.

La chambre micropylaire ne se développe pas beaucoup, mais la chambre chalazienne atteint une taille considérable ; elle est amincie aux deux extrémités, comme le montre la figure 23 ;



FIG. 23 à 24. — *Teucrium Botrys* L. — Albumen : en 23 et 24, coupes longitudinales des carpelles ; en 23 a, région chalazienne de l'albumen.

FIG. 25 à 32. — *Teucrium Scorodonia* L. — Albumen et embryon : en 25, coupe longitudinale d'une graine subadulte ; en 27, octants ; en 28 et 29, formation du dermatogène ; de 30 à 32, différenciation des histogènes internes. G. : 28 pour 23 et 25 ; 130 pour 23 a ; 260 pour 24 ; 610 de 26 à 32.

l'une des régions amincies est située à la chalaze, l'autre met en communication la chambre supérieure avec la chambre inférieure.

1. — Antipodes et synergides. — Le rôle des antipodes est plus effacé que chez les *Ajuga* ; ces cellules disparaissent lors des premières segmentations de l'albumen. Les synergides ne sont plus identifiables au moment de la fécondation.

2. — Albumen. — La cellule chalazienne issue de la première segmentation de l'albumen suit le même sort que celle qui lui correspond chez les *Ajuga* ; elle peut devenir binucléée, mais ne se cloisonne plus : c'est la cellule mère de l'haustorium chalazien. La cellule micropylaire fournit, par segmentation longitudinale, deux éléments qui se cloisonnent transversalement et donnent ainsi naissance à deux étages superposés : l'étage supérieur engendre l'albumen proprement dit, l'étage inférieur occupe une partie de la chambre chalazienne et toute la chambre micropylaire, où émigrent les noyaux ; il est l'origine de l'haustorium micropylaire.

Ces divers faits ont été établis par les travaux de Junell.

a) Albumen proprement dit. — Comme chez les *Ajuga*, il est longtemps bordé par le tapis et reste inclus tout ce temps dans la chambre chalazienne. Il possède, à ses deux extrémités, des cellules différenciées en bordure des haustoriums (fig. 23). Du côté chalazien, ces cellules sont grandes, peu nombreuses ; elles renferment un protoplasme chromatophile, fortement vacuolaire et de volumineux noyaux ; les cellules situées en bordure du raphé, sous ces éléments différenciés, ont un protoplasme abondant et se divisent plus activement que les autres cellules de l'albumen proprement dit (fig. 23 a). Lorsque l'albumen arrive à son état adulte, les grandes cellules chromatophiles de la région chalazienne disparaissent totalement.

Dans l'étranglement qui fait communiquer les deux chambres du sac, les cellules sont allongées comme chez les *Ajuga* ; elles se colorent plus vivement.

Dans la graine adulte, l'albumen proprement dit occupe toute la cavité du fruit : le tégument ovulaire est digéré (fig. 24). Comme l'indique Guignard, il persiste encore à ce stade une notable proportion d'albumen.

b) Haustorium chalazien. — Comme le fait justement remarquer Billings, à propos du *T. canadense*, l'haustorium chalazien reste toujours assez insignifiant ; il est en complète désorganisation en 23 a où, dans la cellule haustoriale de forme conique, deux masses plus colorables peuvent être identifiées comme étant les restes de deux noyaux.

c) Haustorium micropylaire. — La description de l'haustorium micropylaire, fournie au sujet des *Ajuga*, s'applique sensiblement aux *Tecium*. Les deux cellules primitives se fusionnent dans la chambre micropylaire, où émigrent les noyaux volumineux. La

croissance du suçoir est limitée par la faible extension de la chambre micropylaire.

3. Embryon. — Le proembryon unicellulaire, très petit, fournit une cellule basale et une cellule apicale ; l'élément apical se cloisonne longitudinalement, mais le suspenseur reste unicellulaire (fig. 26) et présente toujours dans son développement un retard tel que le stade de la tétrade en T n'a pu être observé en aucun cas. La figure 27 fait assister à la formation des cellules octants ; le suspenseur est alors constitué de trois cellules superposées. Le dermatogène apparaît de façon dyssymétrique, comme en témoigne la figure 28 : deux cellules sur huit entrent d'abord en division. En 30, les histogènes sont déjà bien différenciés et l'étage supérieur *l* a subi de multiples divisions, sans que l'hypophyse se soit encore individualisée ; le suspenseur n'est alors constitué que de quatre cellules.

Une cloison, presque droite en 31, donne naissance à l'hypophyse : c'est la cellule supérieure *d*, fille de la cellule intermédiaire, qui subit cette division. La figure 32 permet de constater que les segmentations se continuent normalement ; cependant, il est possible, d'après certains aspects, que la cellule inférieure, issue de la cellule *d*, se cloisonne encore transversalement, au lieu de contribuer directement, avec la cellule supérieure, à la formation de deux tétrades superposées.

Le suspenseur acquiert un développement bien moins considérable que chez les *Ajuga* : il est heptacellulaire en 32, alors que, au stade correspondant, il est décacellulaire chez la Bugle ; ses éléments restent courts, pauvres en protoplasme.

Contrairement à ce qui a été constaté chez les *Ajuga*, l'individualisation hypophysaire est assez tardive ; par contre, les cloisonnements dans l'étage inférieur *l'*, chez les deux genres, sont plus rapides que ceux de l'étage *L*.

L'embryon adulte est incurvé, surtout chez le *T. Scorodonia* ; dans cette dernière espèce, les feuilles cotylédonaire portent, de plus, un appendice inférieur externe (fig. 24 et 25).

CONCLUSIONS

On peut tirer de l'observation de ces divers faits les mêmes conclusions que pour les *Ajuga*. Le rôle physiologique des suçoirs est peu douteux ; les cellules de l'albumen proprement dit différen-

ciées à l'extrémité chalazienne du sac paraissent, de plus, remplacer rapidement l'haustorium chalazien dans son activité ; de même que chez l'*A. reptans*, l'albumen atteint une taille considérable, alors que l'embryon en est encore aux premiers stades de son développement.

Amethystea coerulea L.

L'*Amethystea coerulea* L. a été considéré par Baillon (5) comme la forme intermédiaire, par excellence, entre les Labiées et les Verbénacées. Aussi, la question de savoir si on devait rattacher le genre à l'une ou l'autre des deux familles a-t-elle été très discutée ; Bentham (9), se basant sur les affinités des *Amethystea* et des *Teucrium*, considère les premiers comme des Ajugoïdées et les classe parmi les Labiées ; sa manière de voir a été adoptée par Briquet (20), dans Engler et Prantl. Par contre, Bocquillon (14 et 15), tenant compte de la structure du gynécée, considère les *Amethystea* comme des Verbénacées. S. Junell (67) conserve à l'*Amethystea* sa place à côté des autres *Ajugeae*, dont il fait une sous-tribu des *Viticoideae*, elles-mêmes rangées parmi les Labiées.

Il n'est donc pas sans intérêt de voir si les caractères embryogéniques sont plutôt ceux des Verbénacées que ceux des Labiées. En dehors de la morphologie et de la construction du système floral, maintes fois examinées, le sac embryonnaire et l'albumen ont été observés et décrits par Junell (67) et Wagner (150) a déterminé la structure du péricarpe.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument présente un intérêt particulier par son assise interne et sa région chalazienne.

1. — Assise interne du tégument. — Elle ressemble beaucoup à celle qui a été décrite chez les *Ajuga* et les *Teucrium*, mais elle conserve plus longtemps l'aspect méristématique.

2. — Région chalazienne. — Il n'y a pas d'hypostase, mais, entre l'aboutissement du tissu conducteur et l'extrémité supérieure du sac, il existe une ou deux assises de cellules à contenu dense ; de plus, les cellules du tégument comprises, dans la région chalazienne, entre l'appareil conducteur et le sac embryonnaire, sont disposées en files régulières et leur protoplasme est vivement chromatophile.

3. — Assise externe du tégument. — Elle ne possède pas de poils sécréteurs.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est presque droit, au moment de la fécondation (fig. 34) ; la division en deux chambres n'est

nette, pas plus à cette époque, qu'aux stades plus âgés figurés en 35 et 36, et il ne peut pas être question d'un étranglement du sac, comme dans les genres voisins. Cependant, un fait distingue nettement la chambre micropylaire : elle n'est pas bordée par le tapis qui limite la chambre chalazienne (fig. 31 et 35). La chambre cha-



FIG. 33 à 39. — *Amethystea coerulea* L. — Albumen : en 33 et 36, coupes longitudinales schématisées des carpelles ; en 34, coupe longitudinale du sac embryonnaire au moment de la fécondation ; en 35, albumen jeune ; en 37, région micropylaire d'un albumen plus âgé ; en 38 et 39, un cas anormal de développement. G. : 39 pour 33, 36 et 38 ; 170 pour 35 et 39 ; 260 pour 34 et 37.

lazienne est toujours grande relativement à la chambre micropylaire ; son extrémité supérieure se recourbe en forme de bec, en direction de la chalaze, et n'est pas bordée par l'assise épithéliale (fig. 35 et 36).

1. — Antipodes et synergides. — Les antipodes et les synergides disparaissent très peu de temps après la fécondation (fig. 34) ; Junell rapporte qu'au moment même de la pénétration du tube

pollinique dans le sac embryonnaire, les synergides déversent leur contenu protoplasmique autour de l'œuf.

2. — Albumen. — En 34 est figuré l'accrolement de l'anthérozoïde aux deux noyaux polaires, dans la chambre chalazienne du sac ; il est intéressant de noter que, même à cette époque, il n'y a pas eu fusion des noyaux centraux en un noyau secondaire. Les premières segmentations de l'albumen ont été décrites par Junell : elles sont absolument comparables à celles des *Teucrium* : la cellule micropylaire fournit l'albumen proprement dit et l'haustorium micropylaire, la cellule chalazienne donne naissance à l'appareil haustorial chalazien.

a) Albumen proprement dit. — Au stade encore jeune figuré en 35, l'albumen est étiré de façon notable ; les cellules, peu nombreuses en largeur, sont allongées selon l'axe du sac ; l'étude de coupes d'ovules plus jeunes permet d'attribuer à l'albumen proprement dit les cellules situées à l'extrémité micropylaire de la chambre chalazienne : ces cellules sont au nombre de quatre, juxtaposées, dont deux seulement sont visibles sur la figure, leur contenu protoplasmique est plus dense et plus colorable. Au stade plus âgé figuré en 37, on observe au même niveau quatre étages que l'on a vérifié être de quatre cellules.

A l'autre extrémité de l'albumen, les cellules prennent également un aspect spécial : elles sont plus grandes, plus allongées, contiennent un protoplasme plus dense, toutes particularités déjà signalées par Junell.

Comme dans les genres voisins, l'albumen proprement dit a déjà atteint un grand développement, quand l'embryon est encore très petit.

b) Appareil haustorial chalazien. — Il est issu de la cellule chalazienne, séparée lors du premier cloisonnement de l'albumen ; il ne présente pas des caractères aussi nets que les suçoirs des *Teucrium* et des *Ajuga*, car il est pluricellulaire. En 35, il est formé de trois cellules juxtaposées, mais le noyau de l'une d'elles se divise par amitose ; le cas le plus fréquent est constitué par la juxtaposition de quatre cellules ; Junell a signalé des cas où l'appareil serait formé de deux étages superposés de quatre cellules, par bipartition transversale des quatre éléments initiaux ; dans certaines des huit cellules obtenues pourraient encore se produire des cloisonnements longitudinaux.

Chez les *Amethystea*, la cellule haustoriale garde donc un certain

potentiel de division et reste uninucléée ; cependant, l'appareil chalazien possède un caractère haustorial marqué par son origine, sa non-persistance dans l'albumen adulte, par l'état dense et le pouvoir chromatophile du protoplasme de ses cellules.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Il est bicellulaire en 35 ; les cellules sont peu volumineuses, les noyaux ont un faible volume, mais le protoplasme est abondant et fixe les colorants de façon intense. En 37, le suçoir paraît proche de la dégénérescence ; il est encore bicellulaire. Junell a cependant observé des cas où la chambre micropylaire renfermait plus de deux éléments.

3. — Embryon. — Junell remarque que le zygote n'est pas encore divisé au stade quadricellulaire de l'albumen ; d'autre part, il signale l'existence du proembryon bicellulaire par segmentation transversale de l'oospore. Dans les divisions ultérieures, le fait le plus remarquable consiste en la présence d'un suspenseur volumineux, à noyaux de grande taille et à gros nucléoles : les embryons un peu âgés ont un suspenseur long, en rapport avec la forme étirée de l'albumen proprement dit.

En 40, figurent quatre cellules quadrants juxtaposées, surmontant un suspenseur tricellulaire ; à ce stade, fait suite celui des octants ; le suspenseur s'est accru d'un article nouveau (fig. 41). Le dermatogène apparaît par cloisonnement régulier tangentiel des octants. En général, les cellules circumaxiales de l'étage hypocotylé se divisent longitudinalement et individualisent de la sorte le périblème et le plérome (fig. 43 et 46).

La différenciation de l'hypophyse se réalise par cloisonnement de la cellule supérieure du suspenseur ; la paroi est verticale (fig. 46) ou transversale, en forme de verre de montre (fig. 43) ; en 43, la cellule supérieure est fille de *m*, ce qui rend la différenciation comparable, en ce cas, à celle que l'on observe chez les autres Labiées. Cependant, le suspenseur comporte souvent plus de quatre cellules à cette époque et il continue de se diviser rapidement.

La suite des processus embryogénétiques est tout à fait comparable à celle que R. Souèges a observée chez les *Mentha* et les *Glechoma* ; les divisions successives des éléments du périblème, du plérome, du dermatogène et de l'hypophyse (fig. 43 à 48) aboutissent à la formation d'un embryon que, seul, singularise le retard qu'il apporte dans le cloisonnement ultérieur de l'hypophyse ; ce retard est d'autant plus marqué que la première cloison différenciatrice apparaît plutôt hâtivement (fig. 49).

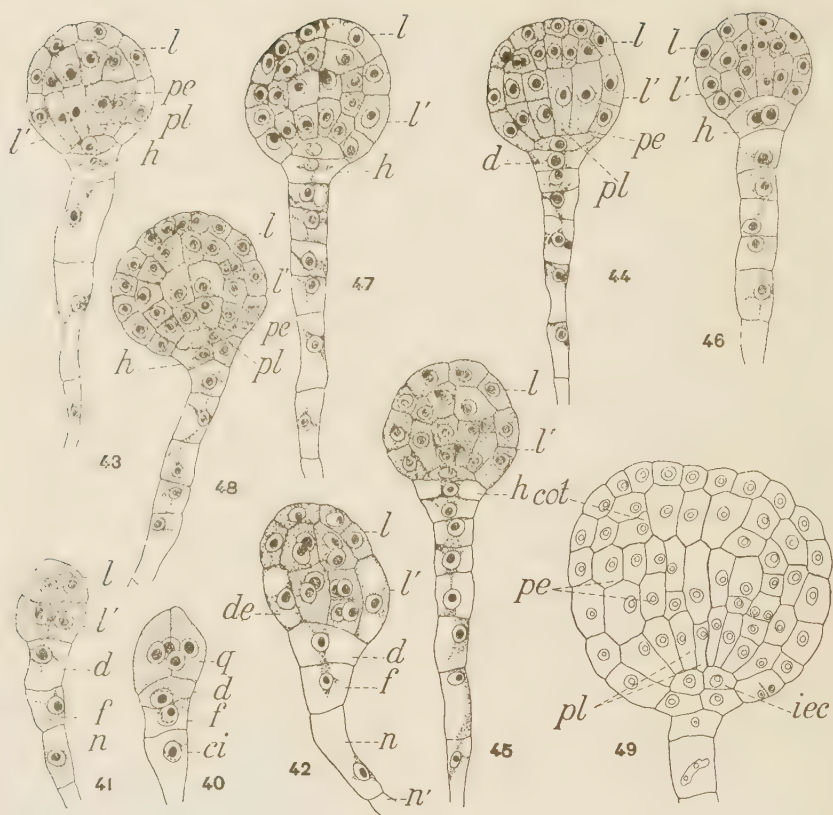


FIG. 40 à 49. — *Amethystea coerulea* L. — Embryon : en 40, quadrants ; en 41, octants ; en 42, formation du dermatogène ; de 43 à 48, différenciation des histogènes internes ; en 49, formation des cotylédons. *cot*, cellule mère des cotylédons. G. : 610.

En 42, les cellules circumaxiales de l'étage hypocotylé se sont divisées transversalement au lieu de donner directement naissance au périblème et au plérôme ; mais l'embryon appartient à un ovule anormal figuré en 39.

CONCLUSIONS

Si l'on fait abstraction de l'état pluricellulaire des deux haustoriums, l'histogenèse de l'*Amethystea coerulea* est très voisine de celles des *Ajuga* et des *Teucrium* ; le développement rapide de l'albumen relativement à l'embryon, l'aspect des formations haustoriales et des cellules de l'albumen proprement dit qui leur sont adjacentes permettent d'aboutir aux mêmes conclusions que pré-

cédemment. La disparition de l'haustorium micropylaire est assez rapide ; les cellules d'albumen avoisinantes semblent le suppléer ; le même mécanisme existe probablement au niveau du suçoir chalazien : tel est l'avis de Junell qui rappelle à ce sujet les processus semblables de remplacement décrits par Gscheidle (48) en 1924, chez certaines espèces de *Veronica*. Le tapis des *Amethystea* persiste plus longtemps que chez les autres *Ajugoideae* étudiées.

Peut-on répondre à la question posée de savoir si l'embryologie permet de rapprocher les *Amethystea* des Verbénacées, plutôt que des Labiées ? Le mode de développement de l'albumen rapproche l'*A. coerulea* des Verbénacées à suçoirs, micropylaire et chalazien, pluricellulaires et à tapis longtemps persistant. Cependant, l'embryon est bien plus celui d'une Labiée que celui d'une Verbénacée ; R. Souèges (131) a pu conclure que « par certains indices, l'embryon du *Verbena officinalis* semblerait moins évolué que certains embryons du même groupe embryogénique » : il se rapporte en cela aux premiers cloisonnements des octants supérieurs, parfois verticaux, parallèles aux parois méridiennes et à la différenciation morphologique tardive des histogènes internes ; or, chez l'*A. coerulea*, les cloisonnements, très réguliers, se rapportent, sans aucun doute, à ceux qui ont été décrits par Souèges chez le *Mentha viridis* et les histogènes internes se différencient plutôt rapidement.

Dans un cas très curieux, figuré en 39, la portion micropylaire de l'ovule a disparu et l'albumen cesse brusquement de se cloisonner au niveau du suspenseur ; l'extrémité inférieure de ce dernier est recourbée et vient prendre contact avec le tapis dont les cellules ont pris, à ce niveau, un aspect spécial : elles sont plus aplaties, mais ont gardé un noyau bien net dans un protoplasme assez colorable ; au niveau de cette région et au-dessus, les cellules du tégument ont été digérées et la cavité formée atteint presque l'appareil conducteur ; les parois du fruit d'une part, celles du tapis d'autre part, restent cependant intactes.

C'est un exemple intéressant des possibilités d'adaptation de l'embryon et de l'albumen à des conditions de vie anormale ; il confirmerait le rôle nutritif du suspenseur qui, ici, puiserait dans le tégument les produits de la digestion des tissus qu'il transporterait aux cellules constructives de l'embryon.

Ajugoideae.

Conclusions générales sur les *Ajugoideae*.

Le tégument s'accroît régulièrement, disparaît rapidement ; il n'accumule pas de réserves et ne participe pas à la protection de la graine adulte. Son assise la plus interne conserve quelque temps un aspect embryonnaire sur sa plus grande étendue ; là où elle est différenciée, on lui donne le nom de tapis.

L'albumen comprend trois parties distinctes par leur origine et par leur destinée : l'albumen proprement dit, l'appareil haustorial chalazien et l'appareil haustorial micropylaire.

L'albumen proprement dit joue le rôle d'un tissu de réserve qui sera utilisé par l'embryon quand commenceront à se différencier ses protubérances cotylédonaies.

L'appareil haustorial chalazien est unicellulaire mononucléé ou binucléé, ou pluricellulaire ; il est toujours séparé lors de la première division du noyau d'albumen et assure la liaison entre l'appareil conducteur et l'albumen proprement dit. Etant donné l'aspect qu'il revêt, il doit servir à quelque chose de plus qu'à puiser les aliments et à les amener à l'albumen ; il doit également les transformer. En relation avec lui, il existe, dans l'albumen proprement dit, des cellules que différencient leurs caractères d'activité : elles semblent fonctionner parallèlement à l'haustorium chalazien et le remplacer quand ce dernier fait défaut.

L'appareil haustorial micropylaire est monocellulaire, binucléé ou pluricellulaire ; il intervient probablement dans la digestion du tégument environnant ; il est en relation, dans l'albumen proprement dit, avec des cellules analogues, par certains de leurs caractères, à celles qui existent en bordure de l'haustorium chalazien.

Les *Teucrium* et les *Ajuga* possèdent un albumen évolué : en effet, leur haustorium chalazien est unicellulaire, souvent binucléé, leur haustorium micropylaire est unicellulaire et résulte de la fusion de deux cellules.

L'albumen des *Amethystea* présente, au contraire, peu de caractères évolutifs : les suçoirs pluricellulaires rappellent tout à fait ceux des *Verbénacées*.

L'embryon des trois genres possède un mode de développement sensiblement identique à celui d'un *Glechoma* ; le sporophyte de l'*A. coerulea* lui-même ne présente aucun des caractères un peu primitifs de segmentation que l'on rencontre chez les *Verbena*.

b) TRIBU DES *PRASIOIDEAE*

Prasium majus L.

H. Baillon (5) décrit le fruit des *Prasium* comme étant une drupe : « L'exocarpe charnu est mince, dit-il, et le noyau crustacé. » Chez toutes les *Prasioideae*, l'endocarpe est dur et l'épicarpe plus ou moins charnu. Si l'on fait exception des Labiées Verbénoïdes, cette tribu est, ainsi, la plus proche des Verbénacées par la nature du fruit : là s'arrête cette ressemblance, car le style est gynobasique comme chez les Labiées vraies. Briquet (20) place les *Prasioideae*, dans la classification, entre les *Prostantheroideae* et les *Scutellarioideae* ; S. Junell (67) a montré que, du point de vue embryologique, la première de ces deux tribus présentait des caractères primitifs et la même impression se dégage, pour la seconde, des travaux de K. Schnarf (98). Il est donc intéressant de déterminer si la structure et le développement de l'albumen des *Prasioideae* permettent de reconnaître la valeur de cette position systématique.

Jusqu'ici, seuls, l'emplacement du style et le mode d'insertion des ovules ont été examinés par S. Junell (67), chez les *Gomphostemma*, les *Prasium*, les *Stenogyne*, les *Phyllostegia*, les *Eurysolen* et les *Hancea*. La structure du péricarpe a été établie par S. Wagner (150), chez le *Prasium majus* L. Le développement de l'albumen et de l'embryon de cette dernière espèce ont fait l'objet de mes observations.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Lors des premiers cloisonnements de l'albumen, le tégument est passablement développé en comparaison du volume occupé par le sac embryonnaire. Par la suite, il prend de l'extension à la fois au-dessus et au-dessous du niveau de la chalaze (fig. 50 et 54) ; il ne se forme nulle part un tissu épais pouvant servir de réserve à l'albumen, pendant son développement ; l'assise externe du tégument, la région du raphé et le pourtour de la chambre supérieure du sac embryonnaire sont particulièrement intéressants ; il n'y a pas d'hypostase.

1. — Assise externe du tégument. — Certaines cellules de cette assise se différencient, après fécondation, en poils sécréteurs à tête pluricellulaire, identiques à ceux qui ont été décrits par Guignard chez d'autres Labiées (fig. 56).

2. — Région du raphé. — Les cellules, dans cette région, sont disposées régulièrement en assises parallèles aux éléments conducteurs de sève.

3. — Sur le pourtour de la partie supérieure du sac embryonnaire, les cellules du tégument présentent encore un aspect méristématique, lors de la fécondation ; il ne s'agit pas d'un tapis dont les

propriétés sont, avant tout, de s'étendre en proportion de l'accroissement de l'albumen et de résister, au moins un certain temps, à l'action digestive de ce dernier ; chez le *P. majus*, tout ce tissu est digéré par l'albumen, dès ses premières divisions (fig. 51) : sur le pourtour du sac embryonnaire, n'existent plus ensuite que des cellules polyédriques disposées sans régularité.

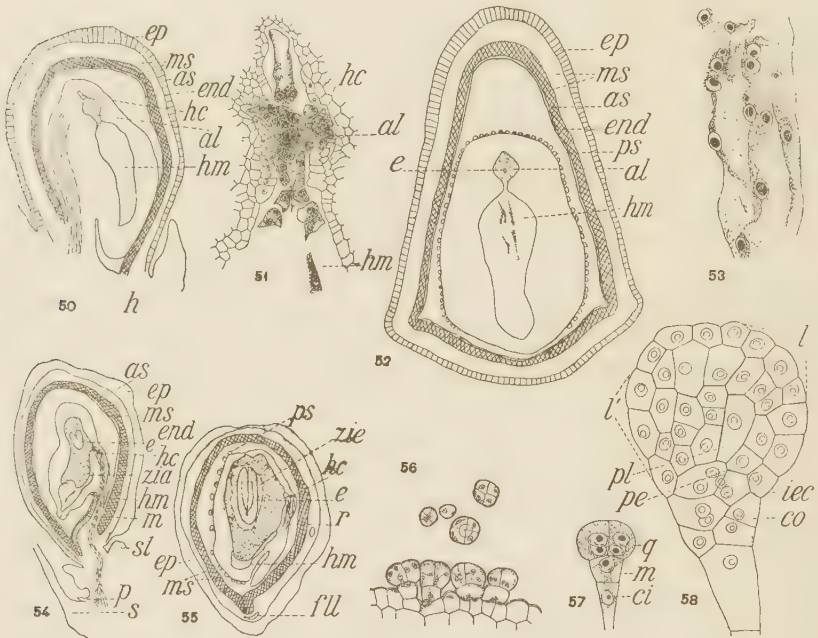


FIG. 50 à 58. — *Prasium majus* L. — Albumen et embryon : en 50, 52, 54 et 55, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 51, chambre chalazienne d'un jeune sac embryonnaire ; en 53, quelques noyaux dans l'haustorium micropylaire ; en 56, poils sécréteurs du tégument, vus de face, en haut, et de profil, en bas ; en 57, embryon au stade des quadrants ; en 58, l'embryon quelque temps après la différenciation hypophysaire. G. : 10 pour 54 et 55 ; 30 pour 50 et 52 ; 150 pour 51 et 56 ; 195 pour 53 ; 460 pour 57 et 58.

B. — Le sac embryonnaire. — Le sac embryonnaire est divisé en deux chambres de grandeurs très inégales. Au moment de la fécondation de l'ovule, la chambre chalazienne est courte et de forme tubulaire ; elle renferme le noyau secondaire, mais on ne trouve plus trace des antipodes. La chambre micropylaire, large et longue à la fois, renferme l'oosphère et les synergides ; elle occupe les trois quarts de la longueur de l'ovule. Après fécondation, le sac embryonnaire contient l'albumen et l'embryon ; les synergides ne persistent pas.

1. — Albumen. — Il ne m'a pas été donné d'assister aux premières segmentations de l'albumen. Cependant, il est aisé de retrouver, dans l'ovule jeune figuré en 50, l'albumen proprement dit, *al*, l'haustorium micropylaire, *hm*, et l'haustorium chalazien, *hc*.

a) Albumen proprement dit. — Aux premiers stades de son développement, l'albumen proprement dit est entièrement logé, comme le montrent les figures 50 et 52, dans la chambre chalazienne. Les détails d'organisation de ce tissu sont figurés en 51, à un fort grossissement : dans une première région, située sous le suçoir chalazien, les cellules sont petites et ont un protoplasme dense ; autour de cette région, on assiste à une digestion intense du tégument ovulaire, sur plusieurs assises de profondeur ; dans une deuxième région, les cellules de l'albumen se divisent moins activement et respectent le tégument ovulaire ; elles sont plus grandes, allongées ; certaines vont s'épanouir dans la chambre micropylaire et renferment alors d'importantes vacuoles ; ainsi, se constitue une zone étranglée entre la chambre micropylaire et la masse principale de l'albumen proprement dit qui s'élargit aux dépens du tégument environnant. Aux stades plus âgés, l'accroissement de l'albumen s'effectue en partie au-dessus de la chalaze, en partie aux dépens de la chambre micropylaire (fig. 54). En 55, on constate que l'albumen adulte a fait presque totalement disparaître la chambre micropylaire.

L'embryon adulte laisse subsister encore, d'après Guignard (51), de notables proportions d'albumen.

b) Haustorium chalazien. — Il est localisé primitivement dans la partie supérieure de la chambre chalazienne et n'exerce pas d'action digestive sur le tégument environnant : on constate, en 51, qu'il est constitué par une seule cellule binucléée ; deux noyaux assez volumineux sont localisés, avec le protoplasme, à la base de la cellule ; une vaste vacuole occupe la partie supérieure dirigée vers la chalaze. Les figures 54 et 55 montrent que le suçoir exerce ensuite une action digestive sur les tissus conducteurs du raphé, créant un assez long tube, dirigé vers le hile.

c) Haustorium micropylaire. — Il occupe toute la chambre micropylaire du sac embryonnaire ; unicellulaire, il renferme un nombre considérable de noyaux, vingt-quatre environ au stade figuré en 52 ; ces noyaux sont inclus dans un protoplasme très condensé ; leur division s'effectue par amitose ou, plutôt, par fragmentation : on trouve, en effet, de nombreux petits noyaux accolés

à de plus gros, sans que l'on constate jamais de figures de cinése (fig. 53).

Le suçoir micropylaire, au moins aux stades jeunes figurés en 51 et 52, exerce une action digestive importante sur le tégument avoisinant ; il disparaît progressivement pendant la maturation de la graine, écrasé par l'albumen proprement dit.

2. — Embryon. — Par suite du nombre élevé d'avortements des embryons chez les *Prasium* cultivés dans la région parisienne, deux stades jeunes, seulement, ont pu être observés. L'un correspond au stade des quadrants ; le suspenseur n'est encore que bicellulaire, ce qui représente un retard très net de développement, pour une Labiée. Dans l'autre embryon, on peut identifier l'étage supérieur cotylé *l*, l'axe hypocotylé *l'*, à cloisonnements un peu irréguliers, et la région de l'hypophyse : dans cette dernière, la cloison qui sépare la tétrade supérieure, correspondant aux initiales de l'écorce de la racine, s'insère, comme d'ordinaire, sur le dermatogène de l'axe hypocotylé ; les cellules issues de l'élément inférieur présentent, dans leur mode de segmentation, des analogies frappantes avec certains cas étudiés par R. Souèges (122), chez le *Glechoma hederacea*.

En résumé, tout en admettant la nécessité de reprendre plus à fond l'étude de l'embryon, on peut conclure, avec infiniment de probabilité, que l'embryon des *Prasium* se développe selon le type *Glechoma*.

CONCLUSIONS

Les données précédentes permettent de tirer d'intéressantes conclusions pour l'étude physiologique de l'albumen et de l'embryon. Le rôle de l'haustorium chalazien se dégage ici de l'action tactique exercée sur lui par le contenu de l'appareil conducteur ; non seulement, il est situé au point d'arrivée des aliments, mais encore il va à leur rencontre à la façon des suçoirs d'Orchidées, par exemple ; son activité est assez durable. L'haustorium micropylaire intervient nettement ici dans la digestion des cellules tégumentaires qui le bordent ; il fait plus qu'exercer une action digestive plus ou moins profonde sur le contenu de ces cellules, et cela le distingue nettement des suçoirs des *Ajugoideae*.

L'albumen proprement dit ne reste pas localisé, chez les *Prasium*, à la chambre supérieure du sac embryonnaire : il digère les tissus avoisinants, puis accompagne le tégument dans son extension

au-dessus du niveau de la chalaze ; ensuite, il se développe en direction du micropyle, envahissant la volumineuse chambre micropylaire.

L'embryon est déjà bien développé quand l'albumen ne s'accroît encore qu'au-dessus du niveau de la chalaze ; en 54, il est situé tout à fait au sommet de l'albumen, parce qu'il n'accompagne pas d'abord ce dernier dans son extension vers le micropyle.

Le seul représentant des *Prasioideae* étudié jusqu'ici au point de vue albumen est très différent des Labiées à type primitif ; rien ne rappelle les Verbénacées, ni l'haustorium micropylaire très développé, ni l'albumen longtemps réduit, ni l'absence de tapis, ni le développement important et l'activité du suçoir chalazien binucléé, ni l'accroissement simultané de l'albumen et de l'embryon. Par contre, le mode de développement et les caractères généraux de l'albumen rapprochent beaucoup le *Prasium majus* des *Marrubieae* qui vont être étudiées ultérieurement. Les *Prasioideae* représentent un type de Labiées dont l'évolution séminale est certainement avancée.

c) TRIBU DES SCUTELLARIOIDEAE

Ce n'est pas l'importance numérique de ses représentants qui peut donner une grande valeur à la tribu des *Scutellarioideae*, placée par Briquet (20) entre les *Prasioideae* et les *Lavanduloideae* : elle ne comprend que les deux genres *Salazaria* et *Scutellaria*. Cependant, elle présente de telles particularités que sa place, dans la classification, a été souvent discutée : Caruel en avait fait une famille particulière, les *Scutellariaceae* ; par contre, Benthham les rangeait parmi les *Stachyoideae* ; Visiani, suivi en cela par Briquet, leur donne valeur de tribu.

Les *Scutellarioideae* ont un style gynobasique, un fruit akénoïde. Les graines sont disposées transversalement et la radicule est incurvée, en disposition incombante. Ainsi, les caractères invoqués dans la classification se ramènent avant tout à la disposition du fruit et même à sa structure interne.

Dans cette tribu, seuls les *Scutellaria*, riches en espèces, et poussant dans les régions tempérées, ont été étudiés embryologiquement. Voici le tableau des espèces examinées jusqu'ici :

<i>S. japonica</i> Marr. et Dene	L. Guignard (51), 1893
<i>S. peregrina</i> L.	L. Guignard (51), 1893
<i>S. columnae</i> L.	J. Chatin (27), 1874
—	L. Guignard (51), 1893
<i>S. parvula</i>	F. Billings (13), 1909
<i>S. galericulata</i> L.	K. Schnarf (98), 1917
<i>S. altissima</i> L.	K. Schnarf (98), 1917
<i>S. minor</i> L.	P. Crété, 1942

Aucune recherche sur l'embryon, sinon adulte, n'a encore été effectuée.

Scutellaria minor L.

L. Guignard (51), en 1893, a donné quelques renseignements sur l'albumen et l'embryon adultes de divers *Scutellaria* ; en 1901, F. Billings (13) a étudié surtout l'haustorium du *S. parvula* ; pour mémoire, il nous faut signaler encore les quelques notes de J. Chatin (27), sur la graine mûre du *S. columnae*, mais le travail de beaucoup le plus intéressant est celui de K. Schnarf (98), publié en 1917, et traitant du développement détaillé de l'albumen des *S. galericulata* et *S. altissima* L. Schnarf a pris le genre *Scutellaria* comme type d'un des quatre modes de segmentation des albumens des Labiées. S. Junell (67) ne fait que mentionner l'analogie de l'ensemble carpellaire du *S. altissima* L. et du *Pogostemon Patchouli* ; il donne les schémas, en coupe transversale, du groupe des deux carpelles du *S. lateriflora*. Les structures des péricarpes de sept espèces de *Scutellaria* ont été examinées par S. Wagner (150).

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Son mode de développement est comparable à celui que j'ai décrit chez les *Ajuga* ; dans le tégument, on n'observe ni hypostase, ni trichome externe, mais il existe, aux jeunes stades, une assise épithéliale interne bien différenciée.

Assise interne du tégument. — Cette assise est différenciée en tapis autour de la portion moyenne du sac embryonnaire ; à ce niveau, elle est très active au début de la croissance de l'albumen (ai, en 60) ; ses cellules sont hautes, riches en protoplasme, fréquemment elles se divisent. Autour de la chambre micropylaire et de l'extrémité chalazienne du sac, les cellules du tégument ont perdu, au contraire, leur caractère de tissu jeune. A des stades âgés, le tapis s'altère ; écrasé par l'albumen, il disparaît, d'abord en bordure du raphé ; quelques assises cellulaires sous-jacentes suivent un sort identique ; sur la face opposée au raphé, l'assise épithéliale persiste plus longtemps, mais en perdant toute apparence d'activité (fig. 61).

B. — Le sac embryonnaire. — Le sac embryonnaire est presque droit dans les ovules jeunes (fig. 59 et 60) ; il est divisé en deux chambres de volumes inégaux et que délimite un étranglement ; la chambre chalazienne est plus vaste que la chambre micropylaire.



FIG. 59 à 70. — *Scutellaria minor* L. — Albumen et embryon : en 59, coupe longitudinale schématique de l'ensemble carpellaire ; en 60 et 61, albumens en coupe longitudinale ; en 62, proembryon bicellulaire ; en 63, quadrants ; en 64, octants ; en 65, différenciation du dermatogène ; de 66 à 70, individualisation de l'hypophyse et stades ultérieurs. G. : 15 pour 59 ; 260 pour 60 et 61 ; 610 de 62 à 70.

Dans les ovules plus âgés, l'inégalité des chambres s'accroît encore, car la chambre chalazienne, seule, continue de s'accroître. De plus, le sac prend une forme incurvée, en raison du recourbement de son extrémité chalazienne amincie (fig. 61).

La chambre supérieure loge l'albumen proprement dit et l'haustorium chalazien ; la chambre inférieure délimite l'haustorium micropylaire.

1. — Albumen. — Les premières segmentations de l'albumen des *S. galericulata* et *altissima* ont été prises par Schnarf comme type de l'un des modes de développement de l'albumen chez les Labiées ; d'après cet auteur, la première division est transversale et engendre une cellule chalazienne et une cellule micropylaire qui se cloisonnent à leur tour longitudinalement ; chacune des quatre cellules filles se segmente de façon transversale et l'albumen se trouve alors constitué par quatre étages bicellulaires : les deux étages terminaux engendrent les formations haustoriales et les étages moyens sont l'origine de l'albumen proprement dit.

Il ne m'a pas été donné d'assister aux premières segmentations de l'albumen chez le *Scutellaria minor*.

a) Albumen proprement dit. — Aux stades jeunes, il est entièrement inclus dans la chambre chalazienne, dans les limites circonscrites par le tapis. D'abord, ses cellules se divisent surtout longitudinalement dans la région moyenne de la chambre ; aux deux extrémités, l'albumen reste mince, car les cloisonnements y sont surtout transversaux et, du reste, peu rapides (fig. 60). La forme de fuseau s'accroît lors des segmentations ultérieures de l'albumen : dans la région moyenne du sac, de nombreuses bipartitions cellulaires donnent naissance à un tissu volumineux ; par contre, la région chalazienne amincie est formée d'une série d'étages où les cellules, peu nombreuses, sont allongées selon l'axe du sac ; les éléments situés dans l'étranglement, à l'autre extrémité de la chambre, subissent des divisions toujours peu nombreuses et surtout transversales (fig. 61). Aux stades âgés, l'albumen proprement dit envahit la chambre micropylaire. Dans la graine adulte, les limites de l'albumen finissent presque par atteindre les parois du fruit.

Guignard prend les *Scutellaria* comme type intermédiaire entre les Labiées albuminées et les Labiées exalbuminées, car l'embryon adulte laisse subsister quelque cellules en plus de l'assise protéique.

b) Appareil haustorial chalazien. — L'appareil haustorial chalazien est bicellulaire et ce fait donne à penser que son origine est la même que celle que Schnarf a établie pour les suçoirs des *S. galericulata* et *altissima*. En 60, les cellules sont allongées ; elles renferment chacune un noyau peu volumineux, à gros nucléole et à protoplasme dense, contenant de grandes vacuoles. Au stade plus âgé figuré en 61, les cellules contiennent une grande vacuole, les noyaux atteignent le diamètre de 6 μ , c'est-à-dire qu'ils sont deux à trois fois plus volumineux que ceux de l'albumen proprement dit ;

par contre, la taille des suçoirs est identique à celle des autres cellules, ce qui est en contradiction avec la définition habituelle des haustoriums.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Ses contours se confondent avec ceux de la chambre micropylaire. Chez les *Scutellaria* étudiés par Schnarf, le suçoir micropylaire comprend primitivement deux cellules qui ne se fusionnent jamais ; chez le *S. minor*, je n'ai pas pu observer les premiers stades du développement ; il paraît probable qu'il existe une paroi longitudinale entre les deux noyaux du suçoir, difficile à mettre en évidence par suite de la présence persistante du tube primitif de l'oospore. En 60, les noyaux atteignent un diamètre d'une dizaine de μ et sont pourvus de gros nucléoles ; le suçoir est pauvre en protoplasme. Aux stades plus âgés, l'appareil haustorial micropylaire cesse de croître ; les noyaux ont toujours le même volume, mais leur contour devient irrégulier (fig. 63). Finalement, le suçoir se désorganise et la chambre micropylaire est progressivement envahie par les cellules de l'albumen proprement dit.

D'après Schnarf, l'appareil haustorial comprend, en définitive, un grand nombre de cellules ; chez le *S. minor*, la chambre micropylaire finit également par renfermer de nombreux éléments, mais ces derniers n'ont pas la même origine que ceux des *Scutellaria* de Schnarf ; le suçoir du *S. minor*, mono- ou plutôt bicellulaire, sans doute, conserve le même nombre d'éléments, jusqu'à sa disparition.

2. — Embryon. — Le jeune sporophyte reste longtemps petit et présente un retard important dans sa croissance, comparée à celle de l'albumen.

Il se développe selon le type *Mentha*. Au proembryon à deux cellules superposées (fig. 62) font suite une tétrade en T régulière, puis un embryon à quatre cellules quadrants surmontant un suspenseur bicellulaire (fig. 63). Par division transversale, les quadrants donnent huit cellules octants (fig. 64) ; le suspenseur est en retard dans la division de ses articles : ordinairement quadricellulaire chez les Labiées au stade des octants, il est tricellulaire chez le *S. minor*. En même temps que le dermatogène se sépare par division directe des octants, le suspenseur atteint enfin le nombre de quatre cellules (fig. 65).

La différenciation de l'hypophyse est très précoce et, presque simultanément, apparaissent, dans la cellule *d*, la cloison bombée qui s'insère sur les parois inférieures du dermatogène et la cloison

longitudinale qui divise la cellule fille inférieure de *d*, à peine formée, en deux éléments juxtaposés : cette rapidité de division est très caractéristique du *S. minor*. Les deux étages de quatre cellules quadrants apparaissent promptement (fig. 69 et 70) ; pendant ce temps, les cellules de la région cotylée n'ont subi encore que peu de divisions et, dans l'étage *l'*, le périblème et le plérôme viennent à peine de s'individualiser. La cellule qui se trouve placée sous l'hypophyse se divise généralement en deux éléments séparés par une paroi longitudinale et, parfois, un semblable cloisonnement apparaît également dans la cellule sous-jacente (fig. 68 et 69). Ces dernières particularités rappellent les observations effectuées par R. Souèges chez les Campanulacées (133) et le *Catalpa Kaempferi* (136), et, par moi-même, chez le *Lobelia syphilitica* (32). Néanmoins, chez le *S. minor*, il n'y a pas de renflement du suspenseur au niveau des segmentations.

L'embryon du *S. minor* se distingue de celui des autres Labiées par la précocité de la différenciation hypophysaire et par les divisions peu rapides de l'embryon proprement dit, surtout au niveau de l'hémisphère supérieur.

On sait que l'embryon adulte est courbe et que la radicule se trouve ramenée sur le dos de l'un des cotylédons ; de tels embryons sont également signalés chez les *Salazaria* et les *Catopheria*.

CONCLUSIONS

Au point de vue physiologique, on ne peut que tirer des conclusions identiques à celles qui ont été fournies à propos des *Ajugeae* : nous n'insisterons donc pas sur ce sujet. Par contre, les résultats sont intéressants à considérer du point de vue de la classification.

S. Junell a constaté les analogies de construction du bouton floral des *Scutellaria* avec celui des *Pogostemon* qui sont des *Stachyoideae* ; cependant, la structure embryonnaire et le développement de l'embryon rapprochent beaucoup plus les *Scutellaria* des *Ajugeae* : la présence d'un volumineux albumen entouré d'un tapis persistant, le développement tardif de l'embryon, la formation d'un haustorium chalazien bicellulaire assez durable, celle d'un haustorium micropylaire relativement petit et probablement toujours au moins bicellulaire, constituent des caractères de nature primitive, très proches de ceux que l'on observe chez les *Ajuga*, les *Teucrium* et surtout les *Amethystea*. De même, la différenciation rapide de l'hypophyse est un caractère que l'on retrouve chez les *Ajuga*

et les *Amethystea*, plus rarement chez les *Teucrium*. Schnarf rapproche les *Scutellaria* qu'il a étudiés et qui possèdent un appareil haustorial micropylaire de plus de deux cellules, du *Prostanthera violacea* étudié par Hofmeister (61) ; Junell décrit également chez les *Prostanthera* des suçoirs micropylaires et chalaziens quadricellulaires ; de la sorte, les *Scutellaria* s'apparenteraient aux *Prostantheroideae*, classées par Briquet dans les Labiées Verbénoïdes, comme les *Ajugeae*. Les Scutellaires possèdent des fleurs à style gynobasique ; c'est ce qui empêche de les ranger parmi les Labiées les plus primitives.

d) TRIBU DES *STACHYOIDEAE*

Cette tribu occupe une place importante parmi les Labiées : elle comprend la majeure partie des représentants de la famille et a fait l'objet de la plupart des études entreprises au sujet de ce vaste groupe. Néanmoins, les genres y sont si nombreux qu'il en est encore beaucoup qui n'ont jamais été examinés au point de vue embryogénique. Les essais de classification s'y sont révélés très délicats et des divergences profondes existent, par exemple, entre le système de Bentham (10) et celui qu'a adopté Briquet (20). Rappelons que les *Stachyoideae* sont bilabiées ; leur fruit est un tétrakène ; la radicule est droite ; un nectaire est situé entre chaque partie de l'ovaire ; les étamines sont placées sous la lèvre supérieure ou la dépassent.

D'après S. Junell (67), il n'existe aucune différence maîtresse dans la structure du gynécée des *Ajugeae* et des *Stachyoideae* : les *Stachyoideae* peuvent être considérées comme formant la suite directe des *Ajugeae*, mais le fruit, dans son ensemble, est plus fortement lobé que celui des *Ajugeae*.

On passe sans difficulté des haustoriums micropylaires unicellulaires des espèces évoluées des *Ajugeae* (*Ajuga*, *Teucrium*) qui renferment deux noyaux volumineux, aux suçoirs généralement unicellulaires et plurinucléés des *Stachyoideae* dont l'histologie ovulaire est déjà connue. D'autre part, au point de vue de la structure anatomique des parois du fruit, Bentham et Hooker (10) classent les *Stachyoideae* dans le deuxième groupe des Labiées, dans lequel l'épicarpe est dépourvu de mucilage, à l'exception du genre *Brunella* ; S. Wagner (150) a montré, depuis, que les *Stachyoideae* sont caractérisées, dans ce groupe, par l'ornementation des cellules de

leur épicarpe et se différencient encore spécialement des *Ajugeae* et des *Prostantheroideae* par l'existence d'une seule assise scléreuse dans le mésocarpe.

Un nombre d'espèces déjà relativement considérable a été examiné par divers auteurs qui se sont attachés plus spécialement au développement de l'albumen ; voici la liste de ces espèces, auxquelles sont ajoutées celles qui vont être décrites au cours de cette étude. L'ordre adopté est, comme à l'ordinaire, celui de Briquet (20) dans Engler et Prantl.

1. *Stachyoideae Marrubieae.*

<i>Marrubium</i>	S. Junell (68), 1937
—	P. Crété, 1942
<i>Sideritis</i>	L. Guignard (51), 1893
—	S. Junell (68), 1937
—	P. Crété, 1942

2. *Stachyoideae Perilomieae.*

3. *Stachyoideae Nepeteae.*

<i>Lophanthus</i>	P. Crété, 1942
<i>Nepeta</i> ..	F. Billings (13), 1909
—	E. Bushnell (23), 1936
—	P. Crété, 1942
<i>Glechoma</i>	J. Vesque (147), 1878
—	P. Crété, 1942
<i>Dracocephalum</i>	F. Billings (13), 1909
—	P. Crété, 1942
<i>Lallemantia</i>	S. Junell (68), 1937
—	P. Crété, 1942

4. A. *Stachyoideae Brunellinae.*

<i>Brunella</i>	F. Billings (13), 1909
—	K. Schnarf (98), 1917
—	P. Crété, 1942

4. B. *Stachyoideae Melittinae.*

<i>Physostegia</i>	F. Billings (13), 1909
—	L. Sharp (108), 1911
—	S. Junell (68), 1937

4. *C. Stachyoideae Lamiinae.*

<i>Notochaete</i>	S. Junell (68), 1937
<i>Phlomis</i>	P. Crété, 1942
<i>Lamium</i>	L. Tulasne (141), 1855
—	W. Hofmeister (61), 1858
—	L. Guignard (51), 1893
—	F. Billings (13), 1909
—	K. Schnarf (98), 1917
—	T. Gorczynski (47), 1929
—	P. Crété, 1942
<i>Galeopsis</i>	H. Schacht (94), 1850
—	L. Tulasne (141), 1855
—	K. Schnarf (98), 1917
—	P. Crété, 1942
<i>Leonorus</i>	W. Hofmeister (61), 1858
—	L. Guignard (51), 1893
—	F. Billings (13), 1909
—	S. Junell (68), 1937
—	P. Crété, 1942
<i>Moluccella</i>	S. Junell (68), 1937
<i>Ballota</i>	K. Schnarf (98), 1917
—	P. Crété, 1942
<i>Stachys</i>	L. Tulasne (141), 1855
—	H. Schacht (94), 1850
—	F. Billings (13), 1909
—	K. Schnarf (98), 1917

5. *Stachyoideae Glechoneae.*

6. *Stachyoideae Salviae.*

<i>Salvia</i>	M. Schleiden (96), 1846
—	H. Schacht (94), 1850
—	F. Billings (13), 1909
—	K. Schnarf (98), 1917
—	S. Junell (68), 1937
—	E. Carlson, B. Stuart (25), 1936
—	P. Crété, 1942

7. *Stachyoideae Meriandrae.*

8. *Stachyoideae Monardeae.*

<i>Monarda</i>	F. Billings (13), 1909
—	E. Bushnell (23), 1936.

9. *Stachyoideae Hormineae.*

<i>Horminum</i>	S. Junell (68), 1937
-----------------------	----------------------

10. *Stachyoideae Lepechinieae.*

Lepechinia..... S. Junell (68), 1937

11. A. *Stachyoideae Melissinae.*

Ziziphora..... S. Junell (68), 1937
 — P. Crété, 1942
Satureia..... K. Schnarf (98), 1917
 — P. Crété, 1942

11. B. *Stachyoideae Hyssopinae.*

Hyssopus..... L. Guignard (51), 1893

11. C. *Stachyoideae Thyminae.*

Origanum..... P. Crété, 1942
Thymus..... K. Schnarf (98), 1917
 — P. Crété, 1942

11. D. *Stachyoideae Menthinae.*

Mentha..... F. Billings (13), 1909
 — K. Schnarf (98), 1917
 — P. Schürhoff (105), 1927
 — Himmelbaur, Hindes (59), 1928
 — P. Wolf (157), 1929
 — J. Lietz (78), 1929
 — M. Ruttle (91), 1931
 — P. Crété, 1942
Lycopus..... F. Billings (13), 1909
 — M. Ruttle (92), 1932

11. E. *Stachyoideae Perillinae.*

Perilla..... P. Crété, 1942

12. *Stachyoideae Pogostemoneae.*

Elsholtzia..... S. Junell (68), 1937
Pogostemon..... S. Junell (68), 1937

Ce tableau comprend les espèces étudiées jusqu'ici, à ma connaissance, et pour lesquelles l'examen de l'albumen a été effectué de façon assez approfondie pour permettre d'établir des comparaisons et des relations taxinomiques. De plus, ces exemples appar-

tiennent à la plupart des sous-tribus admises aujourd'hui ; un ou plusieurs représentants de ces groupes se trouvent déjà, de la sorte, examinés. Seules, restent totalement inconnues, à ce point de vue, les *Perilomieae*, les *Glechoneae* et les *Meriandrae*.

Pour la première fois, en 1921, R. Souèges (122, 124 et 125) a établi les lois qui président au développement de l'embryon chez les Labiées ; il avait choisi comme exemples le *Mentha viridis* L., le *Glechoma hederacea* L. et le *Lamium purpureum* L.; ces trois espèces appartenaient à la même tribu des *Stachyoideae*. Cependant, il apparaissait que, si deux de ces espèces se développaient selon des règles simples et régulières, rappelant fortement les types du *Capsella Bursa-pastoris* (117) et du *Veronica arvensis* (123), les *Lamium* se comportaient tout autrement : les processus de division étaient, dans ce genre, très comparables à ceux que l'on observe chez l'*Urtica pilulifera* (120 et 121) et les Composées (118 et 119). Il était donc intéressant de rechercher, parmi les espèces de cette tribu en particulier, si le cas des *Lamium* ne se retrouvait pas chez d'autres genres ; aussi, parallèlement à l'examen de l'albumen, l'étude de l'embryon a-t-elle été particulièrement poursuivie chez toutes les *Stachyoideae* envisagées au cours de ce travail.

Stachyoideae Marrubieae.

Marrubium pannonicum Reichb.

S. Junell (68), étudiant le *Marrubium peregrinum* L., ne donne que très peu de figures relatives à cette espèce ; aussi, a-t-il été intéressant d'examiner, de façon complète, le développement séminal d'une autre espèce de *Marrubium* que j'ai pu récolter abondamment, le *M. pannonicum* Reichb.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument de l'ovule jeune est peu volumineux (fig. 71). Par la suite, il s'accroît au-dessus du niveau de la chalaze, tout particulièrement, et forme un lobe important au-dessus de l'ovule ; dans cette région d'accroissement, il est soumis à l'action digestive de l'albumen, quand ce dernier commence, lui aussi, à se développer en hauteur (fig. 78). A des stades plus âgés (fig. 79 et 80), il ne fait plus qu'accompagner l'albumen dans sa croissance.

1. — Assise externe du tégument. — On observe la présence d'un trichome à la surface de l'ovule fécondé.

2. — Les tissus qui entourent la chambre chalazienne du sac embryonnaire, lors des premières divisions de l'albumen, se distinguent des tissus qui bordent le reste du sac : ils sont formés de



FIG. 71 à 80. — *Marrubium pannonicum* Reichb. — Albumen : en 71, 78, 79 et 80, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 72, 73, 74 et 75, premières divisions de l'albumen dans la chambre chalazienne ; en 76, quelques noyaux dans l'haustorium micropylaire. G. : 18 pour 78 ; 30 pour 79 et 80 ; 150 pour 77 ; 195 pour 73, 74 et 75 ; 460 pour 76.

cellules à parois épaissies, mais cellulósiques, ne laissant pas de méats entre elles ; les cellules se différencient encore par une plus grande facilité de lignification de leurs parois, comme l'ont montré un certain nombre de coupes d'ovules jeunes, avortés lors des premières segmentations de l'albumen. Ces tissus ne se prolongent pas à l'extrémité même de la chambre ; à ce niveau, les cellules sont plus petites, ont des parois plus minces (fig. 74 et 75). A des stades âgés, les tissus lignifiés que l'on observe dans le voisinage de l'haustorium chalazien (*tl* en 78 et 80) occupent l'emplacement d'une partie du tégument primitivement différencié.

3. — Il n'y a pas d'hypostase.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est formé de deux chambres de tailles très inégales dans les ovules jeunes, figurés en 71 ; la chambre chalazienne est tubulaire, étroite et fort courte ; la chambre micropylaire est cinq fois plus longue environ et beaucoup plus large. Aux stades ultérieurs, la chambre micropylaire conserve à peu près son volume initial ; par contre, la chambre supérieure se modifie profondément : ses parois subissent l'action digestive intense de l'albumen qui brise les limites primitives du sac et suit le tégument dans son accroissement (fig. 78 et 80). L'albumen proprement dit est logé presque totalement au-dessus de l'ancienne chambre chalazienne dont le niveau primitif est encore marqué par l'haustorium chalazien *hc* ; la chambre micropylaire est le siège d'une vaste cellule haustoriale.

1. — Albumen. — C'est dans l'étroite chambre chalazienne que prennent place les premières divisions de l'albumen. Des deux cellules formées lors de la première segmentation qui est transversale, l'une est petite, dirigée vers la chalaze, l'autre, plus allongée, s'ouvre largement sur la chambre micropylaire (fig. 72). La cellule inférieure donne naissance ensuite à deux cellules dont il n'est pas aisé de dire si elles sont séparées par une cloison longitudinale ou transversale : en raison de l'étroitesse de la chambre chalazienne, il est très rare que les coupes passent par l'axe même du sac ; Junell s'est heurté vraisemblablement à des difficultés du même ordre quand il indique comme probable seulement le cloisonnement transversal de cette même cellule, chez le *M. peregrinum* ; d'après l'aspect de la coupe figurée en 73, je crois également à l'existence d'une paroi transversale, ce qui rapprocherait l'albumen des *Marubium* du type *Stachys*, décrit par Schnarf. En 73, la cellule chalazienne est encore uninucléée. En 74, figurent les trois étages fondamentaux de l'albumen. L'étage supérieur provient de la cellule chalazienne ; il ne comprend qu'une seule cellule uninucléée et prendra plus tard les caractères d'un haustorium. Les deux autres étages descendent de la cellule inférieure, isolée lors de la première segmentation de l'albumen, mais l'imprécision de la forme initiale du cloisonnement ne permet pas de donner une plus grande précision sur leur origine ; l'étage moyen est formé de deux cellules juxtaposées (une seule cellule sur la figure, en raison de la disposition de la coupe) : il est l'origine de l'albumen proprement dit ; l'étage inférieur renferme deux cellules séparées par une

cloison longitudinale dans la chambre chalazienne et fusionnées dans la chambre micropylaire ; les noyaux ont émigré dans cette dernière et ne sont pas visibles dans la portion de l'ovule, figurée en 74 ; les deux cellules fusionnées jouent le rôle d'haustorium.

a) Albumen proprement dit. — Dans l'étage moyen prennent place d'abord une série de divisions, transversales surtout ; les cellules formées restent localisées dans la chambre chalazienne (fig. 75). Du côté opposé au raphé, des cellules situées sous l'haustorium chalazien prennent, par la suite, un aspect spécial : elles s'accroissent fortement vers le haut et commencent la digestion du tégument ovulaire dont l'extension au-dessus de la chalaze avait, nous l'avons vu, précédé de façon sensible celle de l'albumen (fig. 77). En 78, l'albumen se développe surtout encore au niveau de la chambre primitive, mais il exerce des phénomènes digestifs importants sur le tégument ovulaire qui le surmonte. En 80, les quatre cinquièmes du volumineux albumen sont situés au-dessus de la région chalazienne.

Certaines cellules de l'albumen, placées en bordure de l'haustorium chalazien, prennent le caractère haustorial que j'ai décrit chez les *Ajuga*, les *Teucrium*, par exemple ; j'ai indiqué leur emplacement en 80 (*ch*) ; elles sont surtout identifiables quand l'haustorium chalazien perd son activité.

D'après Guignard (51), l'albumen existe encore en proportion notable dans la graine adulte.

b) Haustorium chalazien. — Jusqu'à sa résorption, l'haustorium chalazien reste unicellulaire et binucléé. La majeure partie du protoplasme, ainsi que les noyaux, figurent en bordure de l'albumen proprement dit, une ou plusieurs grandes vacuoles occupent le reste de la cellule (fig. 75 et 77) ; les noyaux ont un diamètre moyen de 6 à 7 μ . L'haustorium reste placé à l'extrémité de l'ancienne chambre chalazienne quand l'albumen se développe en hauteur ; aussi se trouve-t-il situé sensiblement à la base de l'albumen dans la graine subadulte (fig. 80).

c) Haustorium micropylaire. — La cellule haustoriale est énorme puisqu'elle occupe tout le volume de la chambre micropylaire. Rapidement après les premières segmentations, elle renferme une dizaine de noyaux provenant de la fragmentation, vraisemblablement, des deux noyaux initiaux ; ces noyaux renferment généralement deux nucléoles ; ils sont allongés et mesurent environ 10 μ sur 4 μ (fig. 76) ; d'abord, répartis le long des travées protoplas-

miques qui sillonnent longitudinalement la cellule (fig. 78), ils se ramassent près du micropyle aux stades âgés (fig. 80). L'haustorium n'exerce pas, semble-t-il, d'action destructrice sur le tégument qui l'entoure, il conserve sensiblement le même volume jusqu'au terme de son activité. Très longtemps, il reste identifiable.

2. — Embryon. — L'œuf, situé près du micropyle, est très éloigné de la chambre chalazienne ; aussi, le sporophyte ne pénètre-t-il que tardivement dans l'albumen cellulaire. D'autre part, pendant que l'albumen s'étire en longueur, l'embryon continue à s'épaissir, le suspenseur à s'allonger et le début de la formation des cotylédons s'effectue quand l'embryon a presque atteint le sommet de l'albumen.

Les segmentations de l'embryon peuvent se rattacher en gros à celles qui ont été décrites par Souèges pour le type *Mentha*. L'embryon se divise par une cloison transversale (fig. 81). La cellule apicale donne deux éléments, séparés par une paroi longitudinale, et la cellule basale fournit un suspenseur bicellulaire ; ainsi, se trouve réalisée la tétrade en T normale. En 82, la paroi séparant les deux cellules filles de l'élément apical est oblique. Des exemples excellents du stade des octants sont fournis par les fig. 83 et 84, malgré une légère différence dans la taille des diverses cellules qui se correspondent de part et d'autre de l'axe, dans la tête embryonnaire ; le suspenseur est quadricellulaire. Le dermatogène se constitue de façon très irrégulière comme en témoignent les figures 85 à 89 ; la région hypocotylée se développe généralement avec plus de rapidité, mais souvent sans symétrie ; dans les octants supérieurs, les cloisonnements apparaissent plus rapidement dans certaines cellules que dans d'autres ; d'autre part, ces cloisons peuvent être périclines (fig. 86 et 88 à droite, fig. 89), anticlines verticales (fig. 86, 92 et 93), ou anticlines horizontales (fig. 87). Dans les deux derniers cas, des cloisons tangentielles feront ensuite apparaître des éléments d'épiderme. Ces irrégularités confèrent un caractère bien particulier à l'embryon du *M. pannonicum*. De son côté, le suspenseur montre une grande activité : il est volumineux, assez long et renferme de gros noyaux.

C'est une cellule petite fille de *m* qui devient la cellule mère de l'hypophyse ; la différenciation s'effectue à l'aide d'une cloison bombée dont les bords s'insèrent sur les parois inférieures du dermatogène (fig. 90), ou, partie sur ces cloisons, partie sur la paroi périphérique du suspenseur (fig. 87) ; elle peut être également ver-

incontestable aux types représentés par les *Glechoma* et *Mentha* ; il n'en reste pas moins qu'il se distingue nettement des types par l'irrégularité de la segmentation dans les premiers stades du développement.

CONCLUSIONS

Les parties fondamentales de l'ovule sont les mêmes que chez les Labiées décrites précédemment. L'emplacement et l'aspect des deux suçoirs semblent conférer à ces formations un rôle important dans les phénomènes de nutrition de l'albumen et de l'embryon ; quand l'haustorium chalazien disparaît, il est suppléé dans ses fonctions par les cellules de l'albumen proprement dit qui le bordent. Cependant, le tégument ovulaire intervient également dans le développement de l'albumen : il pousse rapidement au-dessus de la chalaze et c'est en commençant à le digérer que l'albumen débute dans son extension vers le haut.

Le mode d'accroissement rappelle celui qui a été décrit chez le *Prasium majus* ; seulement, dans cette dernière espèce, l'albumen se développe également beaucoup au-dessous du niveau de la chalaze et c'est en grande partie, passivement, que l'embryon se trouve situé à un certain moment au sommet de l'albumen ; chez le *Marrubium*, la chalaze reste placée tout à fait en bas de l'ovule et c'est par l'allongement de son suspenseur que l'embryon se trouve enfoncé profondément dans l'albumen adulte, avant de commencer à le digérer.

Sideritis hirsuta L.

Sideritis scordioides L.

S. Junell (67 et 68) a étudié les *Sideritis hyssopifolia* et *scordioides* : il donne des renseignements intéressants sur la formation de leur gynécée et de leur graine, mais il n'a pas étudié l'albumen de façon complète et n'a effectué aucune observation sur l'embryon.

J'ai repris l'étude du *S. scordioides* L. en y joignant celle du *S. hirsuta* L. ; les renseignements relatifs à l'albumen se rapportent surtout à la première espèce, tandis que la seconde a donné des résultats intéressants pour ce qui concerne l'embryon ; cependant, il est permis de penser, d'après les données fournies, que le développement des diverses parties de l'ovule se poursuit toujours de façon étroitement comparable chez les diverses espèces de *Sideritis*. Enfin, S. Wagner (150) a décrit les parois du fruit à l'état adulte chez six espèces qui, sauf des détails secondaires, présentent également, à ce point de vue, de grandes analogies.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument présente avec celui des *Marrubium* les plus grandes analogies ; comme lui, il possède une assise externe à poils sécréteurs, il renferme des tissus différen-

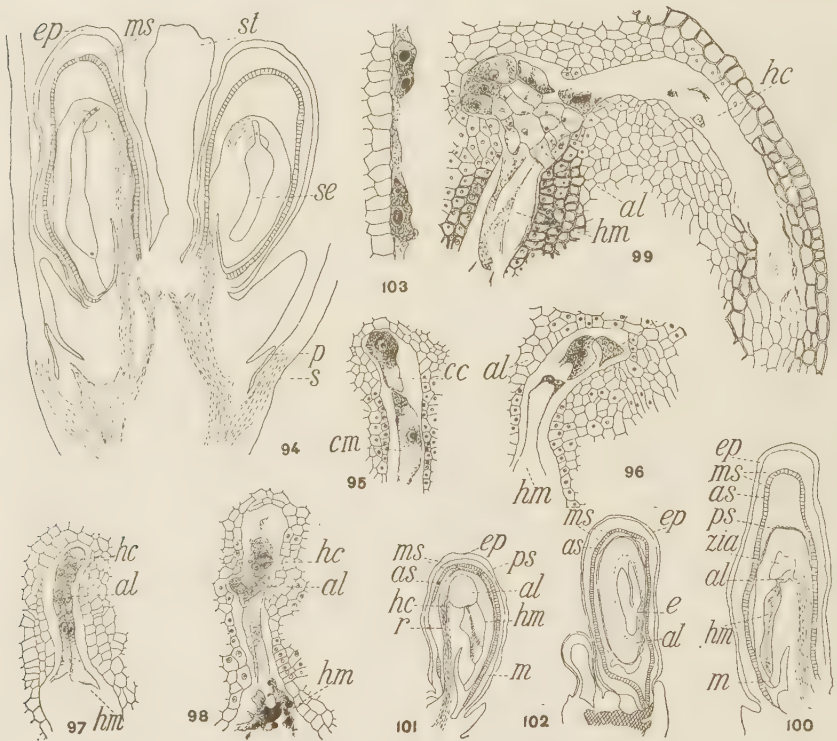


FIG. 94 à 98, 100 et 103. — *Sideritis scordioides* L. — Fig. 99, 101 et 102. — *Sideritis hirsuta* L. — Albumen : en 94, 100, 101 et 102, coupes longitudinales schématisques de carpelles ; en 95, 96, 97 et 98, premières divisions de l'albumen dans la chambre chalazienne ; en 99, un albumen jeune à haustorium chalazien déjà très développé ; en 103, quelques noyaux dans l'haustorium micropylaire. G. : 10 pour 101 et 102 ; 19 pour 100 ; 32 pour 94 ; 170 pour 95, 97 et 98 ; 215 pour 95 et 99.

ciés sur le pourtour de la chambre chalazienne et il se développe intensément au-dessus du niveau de la chalaze.

La région tégumentaire différenciée occupe le pourtour inférieur de la chambre chalazienne : elle est formée de cellules disposées assez régulièrement, à parois cellulosesques légèrement épaissies (fig. 99) ; elle résiste primitivement à l'action digestive de l'albumen dont le développement initial en largeur reste ainsi localisé au-

dessus de son niveau ; il en résulte la formation d'un étranglement, dans les jeunes ovules, entre la masse principale de l'albumen proprement dit et la chambre micropylaire. En 102, l'accroissement de l'albumen a fait disparaître cet étranglement.

B. — Le sac embryonnaire. — Aux jeunes stades (fig. 94), il est divisé, comme chez les *Marrubium*, en une chambre chalazienne courte et étroite et une chambre micropylaire beaucoup plus vaste, séparée de l'autre par un étranglement ; très rapidement, il se produit, en quelque sorte, un éclatement de la chambre chalazienne sous l'influence de l'albumen en voie d'extension. La chambre micropylaire grandit quelque temps, puis, après une période de stabilisation, elle disparaît peu à peu, écrasée par l'albumen proprement dit : cela se produit après que l'étranglement situé entre l'albumen et la chambre micropylaire a disparu.

1. — Albumen. — Il y a une grande analogie entre le développement de l'albumen, chez les *Sideritis* et les *Marrubium*. Le noyau secondaire est localisé dans la chambre chalazienne étroite. Après la première division nucléaire, on observe dans cette chambre deux cellules superposées (fig. 95). En 96, figurent trois étages d'albumen dont l'origine et les destinées sont les mêmes, vraisemblablement, que celles des trois étages primitifs, étudiés chez les *Marrubium* : l'étage supérieur comprend une cellule binucléée qui fonctionnera comme haustorium chalazien ; elle dérive directement, selon toute probabilité, d'une cellule supérieure homologue de celle qui est figurée en 95, tandis que les deux autres étages dériveraient de la cellule inférieure ; l'étage moyen est bicellulaire : il donnera naissance à l'albumen proprement dit ; l'étage inférieur comprend également deux cellules : la cloison, non visible en 96, identifiable en 97, n'existe que dans la chambre chalazienne ; les deux cellules se fusionnent dans la chambre micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — La division transversale des deux cellules primitives de l'étage moyen crée un tissu formé de quatre cellules superposées par groupe de deux (fig. 97) ; il se produit alors une série de divisions longitudinales : les éléments appartenant à l'étage supérieur et dirigés vers la face du sac, opposée au raphé s'individualisent ; ils s'accroissent latéralement et digèrent le tégument en bordure (fig. 98) ; ils renferment un protoplasme plus dense. En 99, les cellules individualisées se sont multipliées ; leur activité trouve son reflet dans les noyaux qui attei-

gnent un diamètre de 5 μ , tandis que ceux des autres éléments de l'albumen n'ont qu'un diamètre de 1 à 2 μ ; les noyaux baignent dans un protoplasme dense, alors que le protoplasme des autres cellules est fortement vacuolaire. Les cellules spécialisées digèrent les parois de l'ovule situées au-dessus du tissu tégumentaire différencié qui entoure la base de la chambre chalazienne : cette digestion a pour effet de faire disparaître le lobe ovulaire qui avait poussé, depuis la fécondation, au-dessus du niveau de la chalaze. En 100, on identifie, face à l'albumen et à son sommet, une vaste cavité d'origine digestive que remplissent ultérieurement les cellules de l'albumen (fig. 101). L'étranglement qui sépare les deux chambres du sac existe toujours en 100, parce qu'alors, le cloisonnement de l'albumen s'effectue surtout vers le haut ; plus tard, l'albumen se développe dans toutes les directions et fait disparaître l'étranglement (fig. 101). L'albumen proprement dit finit par occuper la presque totalité de la cavité délimitée par le péricarpe : en 102, les tissus du tégument ovulaire sont à peine identifiables.

D'après L. Guignard (51), les *Sideritis* constitueraient un type intermédiaire entre les Labiées à graines albuminées et les Labiées à graines exalbuminées.

b) Haustorium chalazien. — Les noyaux de la cellule figurée en 96 sont encore petits, mais ils prennent rapidement une taille importante (fig. 97) ; les nucléoles sont volumineux, mais la périphérie des noyaux est difficilement délimitable, le protoplasme et le noyau se colorant de façon également intense. En 98, les noyaux ont pris une forme ovale ; ils atteignent des dimensions de 5 μ sur 10 μ environ ; le protoplasme environnant est très colorable. En 99, les noyaux sont toujours situés en bordure de l'albumen proprement dit et, comme auparavant, seuls les nucléoles se détachent nettement ; mais on assiste de plus au début de phénomènes digestifs exercés par le suçoir : dans les tissus de l'appareil conducteur et sous l'influence évidente de la cellule haustoriale, il se creuse une sorte de tube qu'on retrouve beaucoup plus développé en 101.

c) Haustorium micropylaire. — L'étage inférieur est bicellulaire en 96, il l'est encore à un stade nettement plus avancé (fig. 97). La véritable individualisation de l'haustorium, par fusion cellulaire dans la chambre micropylaire, est tardive ; on y assiste en 98 ; à peine les noyaux viennent-ils de pénétrer dans cette chambre qu'ils deviennent volumineux et très colorables ; ils se fragmentent vivement, ce qui explique leur nombre rapidement élevé. Les noyaux, accompagnés de protoplasme, envahissent toute la chambre

micropylaire : j'en ai compté de seize à dix-huit ; S. Junell en a trouvé jusqu'à seize chez le *S. hyssopifolia* et jusqu'à vingt chez le *S. scordioides*. J'estime comme Junell que les noyaux continuent à se diviser amitotiquement ou plutôt, à se fragmenter ; en même temps, à mon avis, certains se résorberaient, ce qui explique que leur nombre, tout en étant variable, n'excède jamais une vingtaine. Quelques-uns de ces noyaux sont représentés fortement grossis

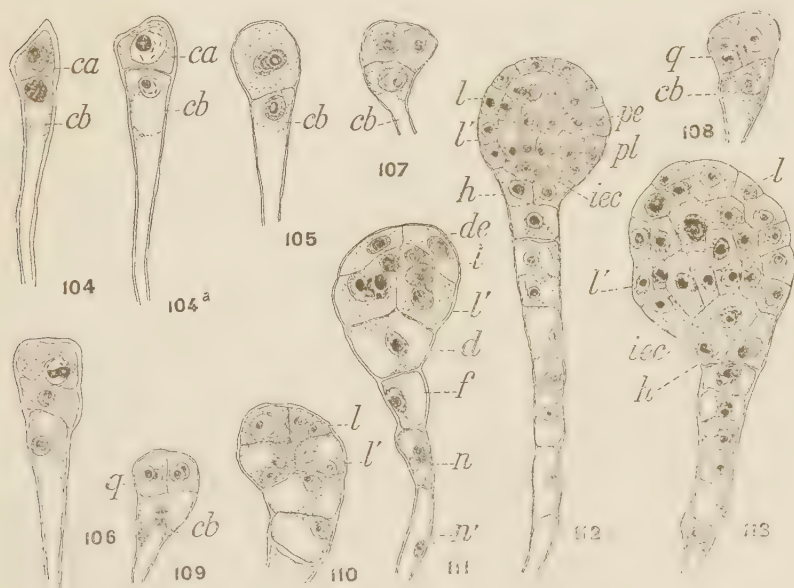


Fig. 104 à 111. — *Sideritis hirsuta* L. ; fig. 112 et 113. — *Sideritis scordioides* L. — Embryon : en 108 et 109, quadrants ; en 110, octants ; en 111, séparation du dermatogène ; en 112 et 113, segmentation de l'hypophyse, différenciation des histogènes internes. G. : 610.

en 103 ; ils sont volumineux ; on les trouve surtout aux deux extrémités de la chambre micropylaire.

2. — Embryon. — L'embryon pénètre assez tardivement dans l'albumen, quand ce tissu atteint un certain volume, plus exactement, quand les noyaux de l'haustorium ont, en se divisant, envahi la chambre micropylaire ; une travée protoplasmique longitudinale occupe alors l'axe de la chambre et porte les noyaux qui sont surtout abondants à ses extrémités.

En dépit de certaines irrégularités, le jeune sporophyte s'accroît selon les règles générales du développement de l'embryon chez les

Labiées. En 104, figure le proembryon bicellulaire. Le noyau de la cellule apicale se divise d'abord (fig. 105), puis il apparaît une cloison longitudinale (fig. 107). Par double bipartition, les deux cellules de l'étage supérieur fournissent quatre quadrants (fig. 108); la tétrade normale en T n'a jamais été observée et, même au stade des quadrants, la cellule basale n'est encore qu'en voie de segmentation (fig. 109). Au stade des quadrants succède celui des octants; le suspenseur comprend alors trois articles. En 110, c'est la cellule intermédiaire *m*, issue de la cellule basale, qui vient de se diviser; la cellule inférieure ne s'est pas encore segmentée. En 111, le suspenseur s'étire dans ses trois éléments inférieurs, mais la cellule supérieure reste toujours volumineuse par rapport au globule embryonnaire; dans le globule, les segmentations apparaissent d'abord dans l'étage supérieur *L*, ce qui est remarquable, et les cellules du dermatogène se divisent, avant même que de nouvelles cloisons apparaissent dans les quatre cellules de l'étage inférieur *l'*. A partir du moment où se produit l'individualisation, assez précoce, de l'hypophyse, le développement de l'embryon aux dépens des étages *l* et *l'* s'effectue selon les processus ordinaires, caractéristiques du type. En 112 et 113, figurent des embryons déjà bien différenciés, avec les deux cellules génératrices des initiales de l'écorce de la racine *iec* et les deux cellules qui produisent le primordium de la coiffe *co*. Le suspenseur s'allonge considérablement, surtout, semble-t-il, à partir des éléments issus en grand nombre de la cellule *j*; le protoplasme reste relativement dense, les noyaux conservent un aspect de très grande activité sur toute la longueur du suspenseur. En 106, figure un proembryon constitué par une file de trois cellules; il s'agit d'un cas exceptionnel où la division de la cellule basale a précédé, probablement, celle de la cellule apicale.

En résumé, la marche des segmentations est la même que celle que l'on observe généralement chez les Labiées, à l'exception des quelques faits suivants: le suspenseur reste court et trapu pendant les premiers stades; le globule embryonnaire a une forme assez aplatie pendant les premières divisions; dans les octants, les cloisonnements se produisent d'abord au niveau de l'étage supérieur; la différenciation de l'hypophyse est précoce et son développement rapide; les cellules du suspenseur gardent longtemps leur activité, sans signes de dégénérescence; enfin, les noyaux, riches en chromatine, possèdent des nucléoles volumineux et leur caryolymphe se colore de façon à peu près aussi intense que le protoplasme environnant. Entre les embryons du *S. scordioides* et du *S. hirsuta*, il

semble n'y avoir qu'une différence de taille, l'embryon du *S. scordioides* étant, surtout dans les formes âgées, moins volumineux que celui du *S. hirsuta*.

CONCLUSIONS

On peut tirer des observations histologiques faites sur les *Sideritis* les mêmes conclusions que celles qui ont été obtenues pour les *Marrubium* très voisins. L'importance de l'haustorium chalazien est particulièrement soulignée par sa pénétration dans le faisceau nourricier : le suçoir va littéralement au devant des aliments en provenance du corps de la plante, ce qui a peut-être pour conséquence d'obvier au grand éloignement qu'il y a entre le hile et la chalaze.

Conclusions générales sur les *Marrubieae*.

Il est difficile de se faire une idée exacte des *Marrubieae* d'après les quelques espèces étudiées qui n'appartiennent qu'à deux genres. Cependant, les caractéristiques des *Sideritis* et des *Marrubium*, d'après les connaissances acquises à ce jour, seraient très proches les unes des autres. Les coupes longitudinales de l'ensemble floral sont parfaitement identiques, au moment de la fécondation, chez le *Marrubium pannonicum* et le *Sideritis scordioides* (fig. 71 et 94). Les jeunes albumens se développent de façon identique et les haustoriums micropylaires de ces espèces renferment de nombreux noyaux qui se multiplient par fragmentation. L'haustorium chalazien, d'abord terminal, devient latéral, puis basal par rapport à l'albumen ; il présente une grande activité à l'origine et, par la suite, doit être remplacé dans ses fonctions par le suçoir micropylaire, en raison, probablement, de l'allongement de l'embryon et de l'albumen ; cependant, son activité est prolongée, chez les *Sideritis*, où il pénètre dans les tissus de l'appareil conducteur ; le tube formé est particulièrement développé chez le *S. hyssopifolia* décrit par S. Junell.

Chez les *Sideritis*, comme chez les *Marrubium*, l'embryon s'introduit dans l'albumen lorsque celui-ci est déjà assez développé ; il trouve ainsi un important tissu à digérer au cours de sa maturation. Dans tous les cas examinés, l'embryon se développe selon le type *Mentha* ; il présente néanmoins quelques irrégularités de croissance, particulièrement chez le *M. pannonicum*. Le suspenseur,

chez les diverses espèces, est volumineux, long et assez persistant : il semble jouer un rôle important. L'hypophyse se différencie à des stades relativement jeunes.

Le tégument ovulaire est couvert, après la fécondation, de poils sécréteurs, aussi bien chez les *Sideritis* que chez les *Marrubium*.

Stachyoideae Nepeteae.

Glechoma hederacea L.

Les seuls travaux existant sur l'albumen du *Glechoma hederacea* remontent à 1878 ; ils sont dus à J. Vesque (147), observateur remarquable, qui n'a pu cependant utiliser les méthodes actuelles de recherche.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument ovulaire atteint primitivement une épaisseur sensiblement régulière autour du sac embryonnaire ; il se développe ensuite progressivement, mais de façon plus intense au sommet de l'ovule où il forme une sorte de lobe.

L'assise interne tégumentaire est différenciée en tapis sur le pourtour inférieur de la chambre chalazienne du sac embryonnaire. Ce tapis est formé de cellules régulièrement ordonnées dans l'ovule non fécondé ; le volume des noyaux est grand, disproportionné au volume de la cellule (fig. 114). Après fécondation, les cellules restent bien différenciées ; elles conservent, quelque temps, un pouvoir important de division (fig. 115 et 116). Environ au stade figuré en 117, elles subissent passivement la pression de l'albumen en croissance, s'étirent et disparaissent d'abord sur la face opposée au raphé.

B. — Le sac embryonnaire. — Le sac embryonnaire est presque droit dans l'ovule non fécondé ; un léger étranglement sépare la chambre chalazienne, bordée par le tapis, de la chambre micropylaire, entourée de cellules disposées en assises irrégulières. Après fécondation, l'étranglement se précise et délimite nettement de la chambre micropylaire, la chambre supérieure, plus allongée et plus vaste ; cette dernière s'accroît longtemps dans les limites du tapis ; à des stades assez âgés (fig. 118), le tapis se rompt et l'al-

bumen se développe aux dépens du tégument. Quant à la chambre micropylaire, son volume augmente longtemps dans les mêmes proportions que la chambre chalazienne.

1. — Albumen. — La figure 114 correspond sensiblement au stade où le tube pollinique pénètre dans l'ovule par le micropyle ; on distingue, dans la chambre supérieure, les traces du nucelle et les antipodes, logées vers la chalaze, et vers l'étranglement, les deux noyaux polaires, de taille inégale chez les *Glechoma* ; dans la

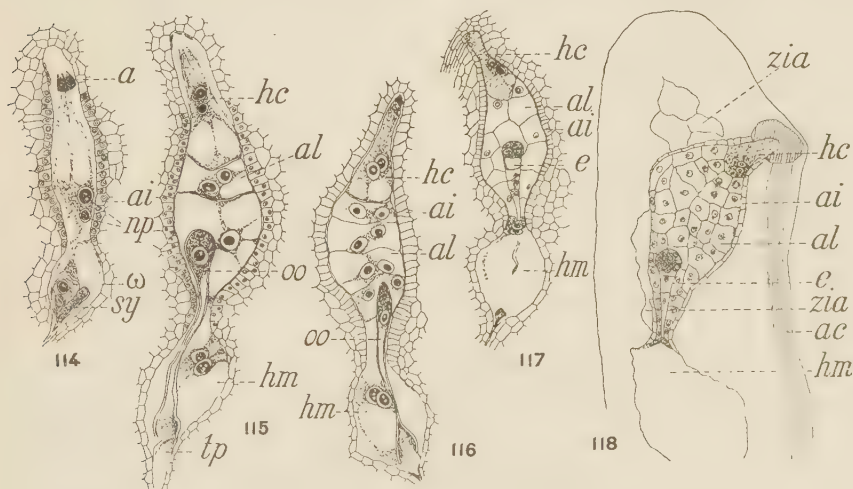


FIG. 114 à 118. — *Glechoma hederacea* L. — Albumen : en 114, sac embryonnaire d'un ovule non fécondé ; en 115 et 116, pénétration de l'oospore dans le jeune albumen ; en 118, digestion des téguments ovulaires par l'albumen. G. : 87 pour 117 et 118 ; 203 pour 114 ; 260 pour 115 et 116.

chambre inférieure, l'oosphère est accompagnée de deux synergides. Dans la fig. 115, on identifie les trois parties fondamentales de l'albumen des Labiées : l'haustorium chalazien et deux étages bicellulaires correspondant à l'albumen proprement dit sont logés dans la chambre chalazienne ; l'haustorium micropylaire occupe la chambre inférieure.

a) Albumen proprement dit. — L'albumen proprement dit comprend deux étages bicellulaires en 115 ; il en compte quatre, toujours de deux cellules, en 116 : à ces premiers stades, le volume des noyaux est sensiblement égal à celui des suçoirs voisins. En 117, l'albumen s'est élargi ; les étages ne sont plus distincts et il s'est produit de nombreux cloisonnements longitudinaux ; les cellules

les plus proches de l'haustorium chalazien possèdent des noyaux bien plus gros que ne le sont les noyaux des autres cellules de l'albumen. En 118, l'albumen a rompu les limites du tapis ; déjà volumineux, il commence à digérer le tégument ; il ne tardera pas à s'accroître au-dessus de la chalaze en remplissant les espaces créés par son activité digestive dans le lobe supérieur du tégument ovulaire (*zia*).

b) Haustorium chalazien. — En 115, il est constitué par une grande cellule, vacuolaire dans sa région inférieure, riche en protoplasme dans sa région supérieure ; on y observe trois noyaux dont les plus grands atteignent un diamètre de $6\ \mu$ environ ; ils sont plus petits que les noyaux de l'albumen proprement dit à la même époque ($9\ \mu$ environ). En 116, la cellule renferme deux noyaux dont le diamètre de $7\ \mu$ est maintenant égal à celui des autres noyaux de l'albumen. En 117, les noyaux de l'haustorium atteignent une dizaine de μ dans une cellule dont le protoplasme n'est plus très vacuolaire. En 118, tout en conservant un volume assez élevé, ils ont perdu beaucoup de leur faculté de fixer les colorants.

Le nombre normal des noyaux est égal à deux. Si, dans un cas, on en a observé trois, cela prouve qu'après la division initiale, les noyaux du suçoir conservent un certain pouvoir de fragmentation.

c) Haustorium micropylaire. — La cellule micropylaire résulte probablement, comme dans les cas précédents, de la fusion de deux cellules d'albumen. A des stades très jeunes, elle est entièrement située dans la chambre micropylaire et renferme deux noyaux de taille égale ($9\ \mu$ de diamètre) à celle des noyaux d'albumen proprement dit ; le protoplasme y est peu abondant (fig. 115). En 116, on ne note qu'un accroissement assez faible du volume des noyaux. Dans les deux cas précédents, les noyaux sont situés le long du tube de l'oospore. En 117, le suçoir micropylaire s'est notablement accru ; il atteint $150\ \mu$ de longueur au lieu de $60\ \mu$ en 116 ; les noyaux deviennent bien plus grands que les autres noyaux d'albumen ; ils prennent une forme ovale et atteignent en moyenne $7\ \mu$ sur $14\ \mu$; ils sont situés, avec la majeure partie du protoplasme, en bordure de l'albumen proprement dit. En 118, le volume de l'haustorium a encore augmenté et les noyaux occupent la même situation qu'en 116.

2. — Embryon. — L'albumen proprement dit ne compte que quatre cellules en 115 et l'oospore y pénètre déjà profondément.

Par la suite, l'embryon se développe rapidement et conserve un volume important en comparaison de l'albumen.

L'étude de l'embryon a été effectuée par R. Souèges (125) qui a parfaitement mis en lumière les règles de son développement. Les processus de division sont analogues à ceux qui ont été décrits au sujet des Crucifères et s'apparentent étroitement à ceux qui vont être indiqués chez les autres *Nepeteae*. Il est surtout intéressant de retenir les particularités qui viennent troubler l'ordre des segmentations. Ces variations sont assez nombreuses : d'abord, dans le suspenseur volumineux et allongé, la cellule intérieure présente des formes de dégénérescence et R. Souèges en conclut que cet élément perd rapidement ses facultés de division et qu'il peut même ne plus se diviser ; d'autre part, lors de la formation des octants, les quadrants pourraient se séparer par des cloisons radiales et tangentielles et non pas transversales ; le cloisonnement qui individualise la cellule supérieure du suspenseur comme cellule hypophysaire s'effectue en général, de façon normale, par formation d'une cloison horizontale ou courbe s'insérant sur le dermatogène, mais peut se faire également par cloisonnement vertical ; enfin, la cellule *f*, cellule sœur inférieure à la cellule *d*, se divise généralement avant la cellule supérieure.

L'embryon du *G. hederacea* présente ainsi des irrégularités de division qui pourront être rapprochées de celles qui vont être indiquées chez d'autres *Nepeteae*.

CONCLUSIONS

Le *Glechoma hederacea* appartient à un type voisin de celui des *Ajugeae* : la chambre micropylaire est initialement peu développée, l'haustorium chalazien n'exerce pas d'action digestive sur les parois cellulaires du tégument voisin ; il existe un tapis assez durable et l'accroissement de l'albumen se fait presque exclusivement entre la chambre micropylaire et le niveau de la chalaze et longtemps dans les limites du tapis. Seulement, l'haustorium micropylaire devient volumineux ; le tégument forme, au sommet de l'ovule, un lobe peu important, qui servira néanmoins de réserve alimentaire à l'albumen ; enfin, l'embryon reste petit chez les *Ajugeae* tant que l'albumen proprement dit n'a pas atteint son état adulte ; chez les *Glechoma*, il est toujours volumineux en comparaison de l'albumen.

Nepeta Cataria L.

Nepeta macrantha Fisch.

En dehors des observations anciennes de Tulasne (141) sur le *Nepeta Mussini* Horn., la structure du sac embryonnaire a été décrite chez le *Nepeta Cataria* L. par F. H. Billings (13), en 1909, et par E. Bushnell (23), en 1936. Les péricarpes de nombreuses espèces de *Nepeta* ont été étudiés par S. Wagner (150).

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Il n'y a pas de différences anatomiques sensibles entre les *N. macrantha* et *N. Cataria*.

A. — Le tégument ovulaire. — Il a beaucoup d'analogies avec celui du *Glechoma hederacea* : le tapis présente un aspect identique, le lobe supérieur à la chalaze est un peu plus développé ; il n'existe pas d'hypostase, mais les cellules qui bordent l'extrémité chalazienne du sac tendent à se lignifier peu à peu ; on remarque aussi le développement important du tégument en bordure du micropyle.

B. — Le sac embryonnaire. — Il présente les mêmes caractéristiques que celui des *Glechoma* : il est formé de deux chambres de tailles sensiblement égales en 119 ; ces chambres sont séparées par un étranglement et la chambre chalazienne est bordée en grande partie par le tapis. Aux stades ultérieurs, les deux chambres s'accroissent d'abord sur un rythme sensiblement égal.

La chambre supérieure renferme primitivement les antipodes et le noyau secondaire, puis l'albumen proprement dit, le suçoir chalazien et l'embryon ; la chambre inférieure renferme primitivement l'oosphère et les deux synergides, puis l'haustorium micropylaire.

I. — Antipodes. — Encore très identifiables quand l'albumen est bicellulaire (fig. 119), elles sont en voie de dégénérescence quand l'albumen renferme six noyaux (fig. 120) et sont disparues quand l'albumen est octonucléé (fig. 121).

2. — Synergides. — Parfaitement conservées en 119, elles commencent à disparaître au début de l'allongement de l'oospore (fig. 120).

3. — Albumen. — La première division de l'albumen est transversale : elle s'effectue dans la chambre chalazienne et isole une

cellule chalazienne et une cellule micropylaire. En 119, les noyaux des deux cellules vont se diviser ; il est important de noter la direction verticale du fuseau nucléaire de la cellule inférieure : cette disposition indique que la paroi future de séparation sera vraisemblablement transversale, ce qui aura pour effet d'isoler, dès

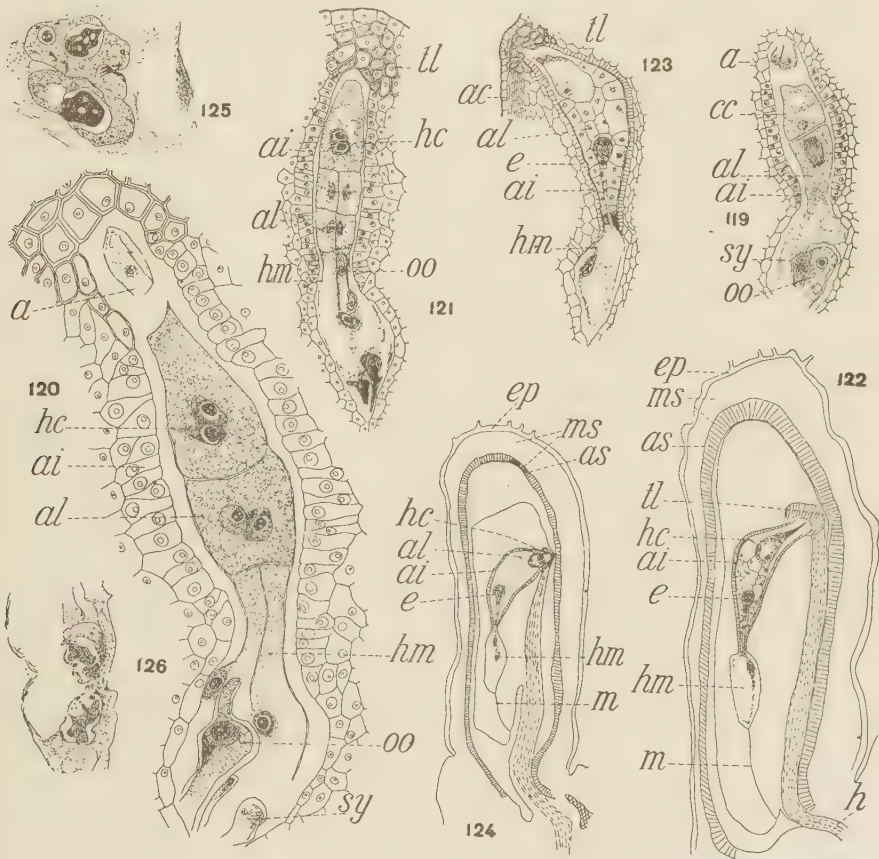


FIG. 119, 124 et 126. — *Nepeta macrantha* Fisch. — FIG. 120 à 123, fig. 125. — *Nepeta Cataria* L. — Albumen : en 119, premières divisions de l'albumen ; en 120, 121 et 123, albumens en coupe longitudinale ; en 122 et 124, carpelles en coupe longitudinale ; en 125 et 126, aspect des noyaux dans des haustoriums micropylaires âgés. G. : 39 pour 124 ; 67 pour 122 ; 87 pour 123 ; 203 pour 119 et 121 ; 610 pour 120, 125 et 126.

cette première division, les cellules mères de l'albumen proprement dit et de l'haustorium micropylaire. En 120, apparaissent les trois étages fondamentaux constitués par l'haustorium chalazien, l'albumen proprement dit et l'haustorium micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — Il est bicellulaire en 120 ; les noyaux sont volumineux, ce qui est un caractère constant des albumens très jeunes des *Nepeteae*. L'albumen proprement dit comprend, en 121, quatre cellules superposées par groupes de deux ; quatre fuseaux nucléaires verticaux indiquent, dans ces quatre éléments, une prochaine division transversale. En 123 et 124, l'albumen continue à s'accroître dans les limites du tapis ; les divisions sont bien plus fréquentes dans la région moyenne du sac, c'est-à-dire dans la partie supérieure de l'albumen proprement dit. En 121, l'albumen commence à se développer légèrement au-dessus de la chalaze, dans la direction du lobe tégumentaire ; il n'a pas encore brisé, à ce stade, l'enveloppe formée par l'assise épithéliale : chez le *Glechoma hederacea*, le tapis commençait beaucoup plus rapidement à disparaître.

b) Haustorium chalazien. — La cellule chalazienne est binucléée en 120, son protoplasme est finement et uniformément vacuolaire ; les noyaux, de même taille que ceux de l'albumen proprement dit, en diffèrent par l'existence de grands nucléoles. En 122, la cellule haustoriale est beaucoup plus allongée, terminée en pointe vers la chalaze ; les deux noyaux sont situés en bordure de l'albumen proprement dit, une vaste vacuole occupe la région inférieure de la cellule, tandis que la pointe renferme un protoplasme dense et chromatophile. En 123 et 124, le suçoir comprend un protoplasme encore plus vacuolaire, les noyaux ne sont plus ou sont peu identifiables.

La vie de l'haustorium chalazien est assez courte, bien plus courte, en tout cas, que celle de l'haustorium micropylaire.

c) Haustorium micropylaire. — Peut-être est-il encore bicellulaire en 120 ; il est en effet malaisé de déterminer si la paroi longitudinale qui traverse la chambre micropylaire est complète ou non ; je la crois plutôt incomplète ; les noyaux ne sont pas très gros à cette époque, ils atteignent $4\ \mu$ contre $5\ \mu$ de diamètre pour les noyaux de l'albumen proprement dit. En 121, les deux cellules se sont fusionnées ; les noyaux ont alors des dimensions de $5\ \mu$ sur $15\ \mu$. La cellule haustoriale occupe la presque totalité de la chambre micropylaire et s'accroît en même temps qu'elle : elle atteint $20\ \mu$ de longueur en 120, $100\ \mu$ en 121 et $160\ \mu$ en 122, taille sensiblement définitive. Jamais les noyaux ne sont placés en bordure de l'albumen proprement dit, comme chez le *Glechoma hederacea*. Ils sont représentés en 125 et 126, aux stades qui précèdent immédiatement leur disparition : ils augmentent de volume (25 à $30\ \mu$ de diamètre

en 125), s'allongent et prennent un contour irrégulier ; finalement la chromatine semble diffuser dans le protoplasme : c'est un phénomène très net de caryolyse.

4. — Embryon. — L'oospore pénètre plus tardivement dans l'albumen que chez les *Glechoma* ; par la suite, l'embryon s'enfonce profondément dans l'albumen dont il suit l'axe sensiblement.

La cellule apicale du proembryon bicellulaire (fig. 141) se divise



FIG. 127 à 140. — *Nepeta Cataria* L. — FIG. 141 à 144. — *Nepeta macrantha* Fisch. — Embryon : en 129, tétrade ; en 131, 132, 133, quadrants ; en 135, 142, octants ; de 136 à 139, formation du dermatogène, du périlème et du plérôme ; en 140 et 143, individualisation hypophysaire ; en 134, anomalie de division dans les cellules filles de la cellule apicale. G. : 460 ; 300 pour 144.

longitudinalement (fig. 127 et 128) ; la cellule basale se partage ensuite (fig. 129 et 130) en deux éléments superposés : l'ensemble des quatre cellules constitue une tétrade régulière en T. Une nouvelle division des deux cellules filles de l'élément apical (fig. 130)

fournit quatre cellules quadrants (fig. 131 à 133) ; parfois (fig. 134), le cloisonnement d'une des cellules est irrégulier et la région apicale se trouve finalement formée par deux cellules normalement séparées par une paroi longitudinale, accolées à deux cellules limitées par une cloison transversale. Dans le suspenseur, la cellule moyenne se divise d'abord (fig. 132 et 133) en deux éléments *d* et *f* ; la cellule inférieure *ci* se cloisonne plus tardivement. La formation des octants se poursuit normalement (fig. 135) ; à ce moment, le suspenseur comprend généralement quatre cellules, l'élément *ci* s'étant divisé. Dans les cellules des deux étages *l* et *l'*, le dermatogène apparaît ensuite progressivement (fig. 137). Les cellules circumaxiales de l'étage *l'* se cloisonnent verticalement et donnent naissance aux deux histogènes internes, périblème et plérome (fig. 139), puis des cloisons horizontales apparaissent dans tout l'étage (fig. 140). De leur côté, les cellules intérieures de l'étage *l* engendrent une assise sous-épidermique.

La différenciation hypophysaire se produit régulièrement par apparition, dans la cellule *d*, ou dans l'une de ses descendantes, d'une cloison horizontale ou courbe, qui s'appuie sur les parois inférieures du dermatogène de l'axe hypocotylé ; c'est le moment où se produit le cloisonnement horizontal de l'étage *l'* ; d'autre part, la cellule inférieure, née de la différenciation, semble pouvoir se diviser encore transversalement avant de se cloisonner verticalement (fig. 140). Cela expliquerait le fait que la tétrade supérieure peut exister déjà quand l'étage inférieur est toujours unicellulaire (fig. 144).

Les règles du développement sont identiques à celles qui ont été observées chez les autres *Nepeteae* : la variation signalée au stade des quadrants rappelle celle qu'a indiquée R. Souèges au sujet des octants, chez les *Glechoma*. De même que dans ce genre, les cellules du suspenseur se multiplient très rapidement après la différenciation hypophysaire.

L'embryon du *N. macrantha*, identique à celui du *N. Cataria*, quant aux règles du développement, n'en diffère que par sa plus grande taille.

CONCLUSIONS

Les faits constatés sont tellement parallèles à ceux qui ont été décrits chez les *Glechoma* que leur interprétation ne peut qu'en être rigoureusement identique.

Dracocephalum Ruyschiana L.

Dracocephalum Mairei Emberger.

Dracocephalum thymiflorum L.

Tulasne (141), en 1855, puis Billings (13), en 1909, se sont attachés à l'étude du développement de l'albumen des *Dracocephalum* ; S. Junell (67) a étudié le mode de placentation du *D. moldavicum* L., D. Weber (152) a examiné le péricarpe du *D. Royaleanum* et S. Wagner (150), la paroi des akènes du *D. botryoides* Stev., du *D. austriacum* L. et du *D. thymiflorum* L.. Comme chez les *Lallemantia*, l'épicarpe renferme des cellules à mucilage que l'on ne retrouve pas chez les autres *Nepeteae* étudiées.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Malgré quelques petites particularités, l'anatomie des *Dracocephalum* est encore très voisine de celle des *Glechoma* ; aussi, passerai-je rapidement sur les généralités pour m'attacher surtout aux détails différentiels.

A. Le tégument ovulaire. — Au sommet de l'ovule, même lobe tégumentaire que chez les *Glechoma* ; autour du micropyle, même développement abondant des tissus ; la différence essentielle est constituée par l'absence de tapis.

On voit d'après les fig. 148 et 149, que les éléments conducteurs de sève arrivent latéralement par rapport au sac embryonnaire et non à son extrémité. En 148, les cellules du tégument qui bordent le sac embryonnaire et qui sont placées entre ce sac et l'appareil conducteur sont disposées en files parallèles au sac et sont riches en protoplasme.

B. — Le sac embryonnaire. — Il diffère de celui des *Nepeteae* précédentes par ce fait que la chambre chalazienne est moins volumineuse que la chambre micropylaire, au moment de la fécondation : la chambre chalazienne du *D. thymiflorum* fécondé, figuré en 145, mesure 40 μ de long, mais seulement 16 μ de large ; la chambre micropylaire est arrondie et possède un diamètre de 43 μ environ. Plus tard, les volumes s'élargissent, la chambre supérieure se recourbe vers la chalaze (fig. 149).

1. Antipodes. — Les antipodes sont plus ou moins fugaces selon les espèces : elles ne figurent plus qu'à l'état de traces dans l'ovule fécondé du *D. thymiflorum* ; elles sont par contre bien identifiables

dans des sacs embryonnaires assez âgés du *D. Ruyschiana* (fig. 146 et 147).

2. Synergides. — Comme les antipodes, elles disparaissent après fécondation chez le *D. thymiflorum*, elles persistent plus longtemps chez le *D. Ruyschiana*.

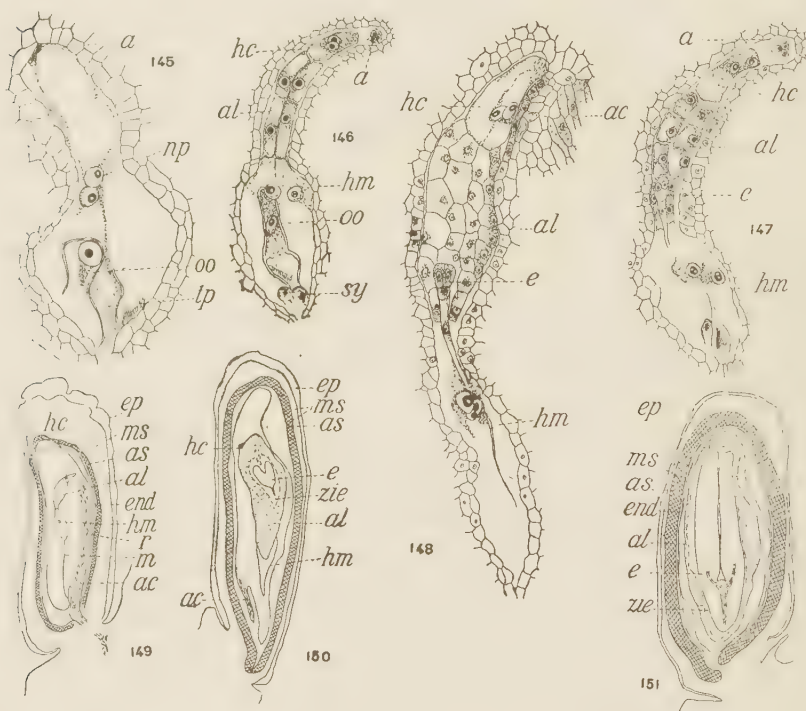


FIG. 145 et 150. — *Dracocephalum thymiflorum* L. ; fig. 146, 147 et 151. — *Dracocephalum Ruyschiana* L. ; fig. 148 et 149. — *Dracocephalum Mairei* Emberger. — Albumen : coupes longitudinales schématiques de carpelles en 149 et 150, et de la graine en 151 ; en 145, sac embryonnaire pendant la fécondation ; en 146, 147 et 148, coupes longitudinales d'albumen. G. : 13 pour 151 ; 20 pour 149 ; 30 pour 150 ; 195 pour 146, 147 et 148 ; 460 pour 145.

3. Albumen. — On retrouve les trois étages habituels : l'haustorium chalazien et l'albumen proprement dit sont logés dans la chambre chalazienne, le suçoir micropylaire occupe la chambre inférieure.

a) Albumen proprement dit. — Il comprend déjà deux assises de deux cellules superposées en 146 ; les noyaux, de taille élevée, sont aussi volumineux que ceux des suçoirs, le protoplasme est

abondant. En 147, l'albumen est composé de cinq assises superposées de deux cellules ; les noyaux sont encore importants, le protoplasme est dense. En 148, l'albumen a accru son volume de façon considérable ; cependant, dans la région en contact avec l'haustorium micropylaire, il reste mince au niveau de l'étranglement qui sépare les deux chambres ; les cellules situées en bordure du raphé ont des noyaux plus volumineux, logés avec le protoplasme le long des parois tégumentaires : je reviendrai sur l'importance physiologique probable du fait. En 150, l'albumen proprement dit occupe une grande partie de l'ovule ; il écrase la région du raphé, déborde largement sur la chambre micropylaire et se développe quelque peu au-dessus de la chalaze en direction du lobe tégumentaire de l'ovule. En 151, l'albumen remplit presque tout l'ovule ; il a fait disparaître le lobe du tégument et totalement comblé la chambre micropylaire.

D'après Guignard (51), les graines adultes des *Dracocephalum* sont exalbuminées.

b) Haustorium chalazien. — Il reste monocellulaire aussi longtemps que dure son activité. Dans les albumens jeunes du *D. Ruyschiana*, les deux noyaux qu'il renferme sont localisés avec le protoplasme dans la région chalazienne de l'haustorium : ils ne sont pas volumineux ; une vacuole occupe la portion de la cellule qui borde l'albumen proprement dit (fig. 146 et 147). Dans le suçoir plus âgé du *D. Mairei* figuré en 148, les noyaux occupent la région moyenne de la cellule dans la partie dirigée vers le raphé : ils atteignent les dimensions moyennes de 6 μ sur 12 μ , le protoplasme est devenu très vacuolaire.

c) Haustorium micropylaire. — Toujours assez pauvre en protoplasme, il renferme deux noyaux volumineux, pourvus d'un et, parfois (fig. 148), de deux gros nucléoles ; il occupe toute la chambre micropylaire, s'allonge et s'élargit en même temps que cette dernière. Quand l'albumen proprement dit pénètre dans la chambre inférieure, il refoule et écrase ce qui reste encore du suçoir micropylaire, à cette époque.

Les noyaux figurés en 148 ont un diamètre moyen de 12 μ .

4. — Embryon. — L'oospore pénètre assez tardivement dans l'albumen, mais les segmentations ultérieures du proembryon sont assez rapides pour compenser ce retard et l'embryon présente toujours un volume assez élevé en comparaison de celui de l'albumen proprement dit.

Identique dans les diverses espèces étudiées, le développement de l'embryon appartient au type *Glechoma*.

Le proembryon bicellulaire (fig. 152) donne, par double bipartition de sa cellule apicale et de sa cellule basale, une tétrade en T régulière (fig. 153 et 154). Le stade des quadrants est figuré en 155

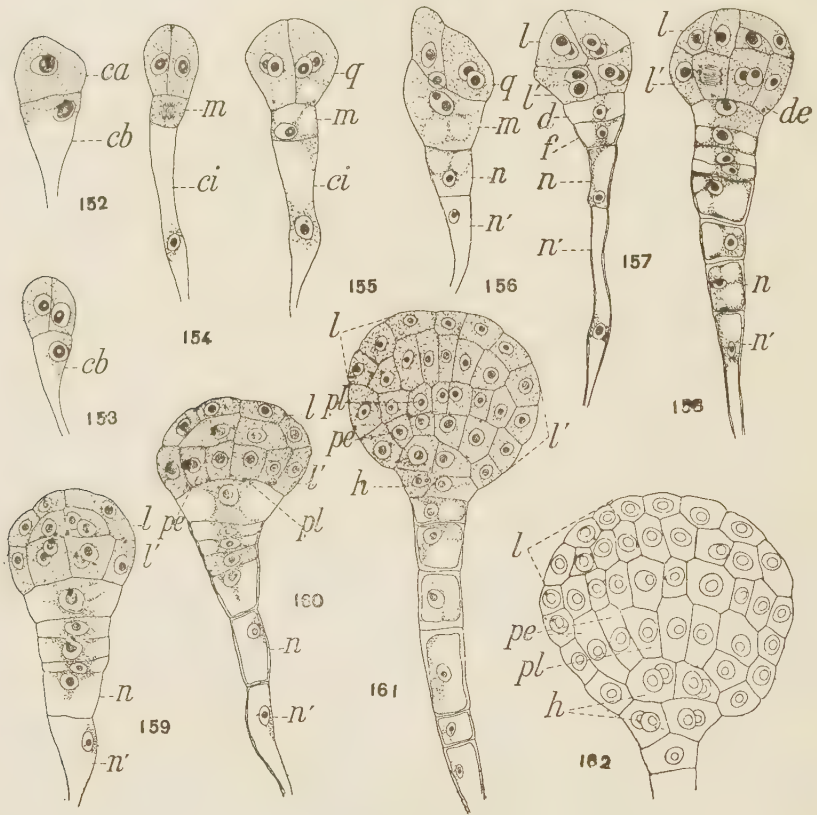


FIG. 152. — *Dracocephalum Ruyschiana* L. ; fig. 153 à 161. — *Dracocephalum Mairei* Emberger ; fig. 162. — *Dracocephalum thymiflorum* L. — Embryon : en 154, tétrade ; en 155 et 156, quadrants ; en 157, octants ; en 158, début de la différenciation des histogènes internes ; en 161 et 162, stades ultérieurs à l'individualisation hypophysaire. G. : 610 ; 400 pour 161 et 162.

et 156 ; dans un cas, le suspenseur est bicellulaire, dans un autre, il est formé de trois éléments, celui du haut entrant de plus en division. Lors de l'apparition des octants (fig. 157), le suspenseur est constitué par quatre cellules. L'individualisation du dermatogène, du péribème et du plérôme s'effectue avec régularité, par

contre, les éléments du suspenseur sont déjà au nombre de sept à huit avant la différenciation hypophysaire (fig. 158) et ils ont un protoplasme abondant, des noyaux volumineux à gros nucléoles ; cet accroissement anticipé du suspenseur constitue un fait très particulier pour une Labiée. Les cellules octants supérieures peuvent se cloisonner irrégulièrement : une paroi anticline verticale se voit sur la figure 158, au lieu de la paroi péricline habituelle ; ce mode de division est fréquent, nous l'avons vu, chez les *Marrubium*. L'hypophyse se développe normalement ; les segmentations y sont conformes à celles du type (fig. 161 et 162).

Au point de vue morphologique externe, on notera les formes bizarres, allongées, prises par les cellules des jeunes proembryons, issues de l'élément apical ; à partir du stade des octants, le globule embryonnaire prend une forme aplatie. De plus, le suspenseur, d'abord volumineux en proportion du globule embryonnaire, est en rapport étroit avec l'haustorium micropylaire ; l'article inférieur du suspenseur, anormalement long (et principalement dans la région comprenant le noyau) est situé en grande partie dans cet haustorium même, en dehors de l'albumen proprement dit, au moins dans les jeunes stades ; ce fait s'observe rarement chez les Labiées.

CONCLUSIONS

Quelques faits essentiels se détachent des observations précédentes effectuées sur des ovules assez âgés ; ce sont la présence, dans le tégument, de cellules différenciées en bordure de l'haustorium chalazien, dans la direction de l'appareil conducteur, la condensation du protoplasme et le volume atteint par les noyaux dans les cellules qui bordent, dans l'albumen, la région du raphé. Ces deux faits, joints à la disposition de l'appareil conducteur qui vient se terminer en-dessous de l'extrémité chalazienne du sac et non à son extrémité, laissent supposer qu'un courant peut s'établir entre l'appareil conducteur et l'albumen, à travers la région du raphé.

Au sujet de l'embryon, on se rappellera également les rapports étroits du suspenseur et de l'haustorium micropylaire ; ce dernier semble jouer un rôle important dans la nutrition du jeune sporophyte.

Enfin, deux caractères anatomiques sont propres à toutes les espèces étudiées : la chambre micropylaire des jeunes ovules est

fort développée par rapport à la chambre chalazienne et il n'y a pas de tapis.

Il n'existe guère que des différences de taille entre les ovules des *D. thymiflorum*, *Mairei* et *Ruyschiana* ; on notera cependant la persistance plus grande des synergides et des antipodes, détail spécifique propre au *D. Ruyschiana*.

Lophanthus chinensis Benth.

Il n'existe de renseignements détaillés, ni sur l'albumen, ni sur l'embryon des *Lophanthus* ; seule la structure du péricarpe a été étudiée par S. Wagner (150) chez le *L. scrofulariaefolius*.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il a même aspect et même développement que chez les autres *Nepeteae* : il y a une assise interne différenciée, un lobe tégumentaire développé au-dessus de la chalaze ; il se fait un certain accroissement des tissus autour du micropyle et un épaissement surtout important du tégument qui borde la région supérieure du sac embryonnaire ; il n'y a pas d'hy-potase.

1. — Lobe tégumentaire. — Le tégument atteint une épaisseur de 34 μ au-dessus du sac embryonnaire, au sommet de l'ovule jeune (fig. 165), et de 120 μ environ au maximum de son développement ; il finit par être digéré par l'albumen (fig. 167).

2. — Assise interne du tégument. — L'assise interne est différenciée en tapis sur le pourtour moyen du sac embryonnaire, mais, à ce niveau, elle n'a jamais un caractère d'activité semblable à celui que l'on a constaté chez les *Glechoma* et les *Nepeta*.

3. — Assise externe du tégument. — Il n'y a pas de poils sécréteurs à la surface de l'ovule des *Lophanthus*.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est divisé en deux chambres de tailles inégales ; dans les ovules jeunes, la chambre supérieure est bordée, sauf à son extrémité chalazienne, par l'assise tégumentaire différenciée ou tapis (fig. 163 et 164) ; elle s'allonge et s'élargit, l'élargissement portant avant tout sur la région supérieure du sac, face à la chalaze. La chambre inférieure, beaucoup moins longue que la chambre supérieure, en 163, est de taille sensiblement égale

en 164 et 166, époque à laquelle le sac embryonnaire a atteint son développement maximum.

Dans les ovules très jeunes, les synergides figurent encore avec l'albumen à l'intérieur du sac.

1. — Synergides. — Elles sont identifiables en 163, bien que l'albumen renferme déjà douze noyaux ; en 164, il n'y a plus de

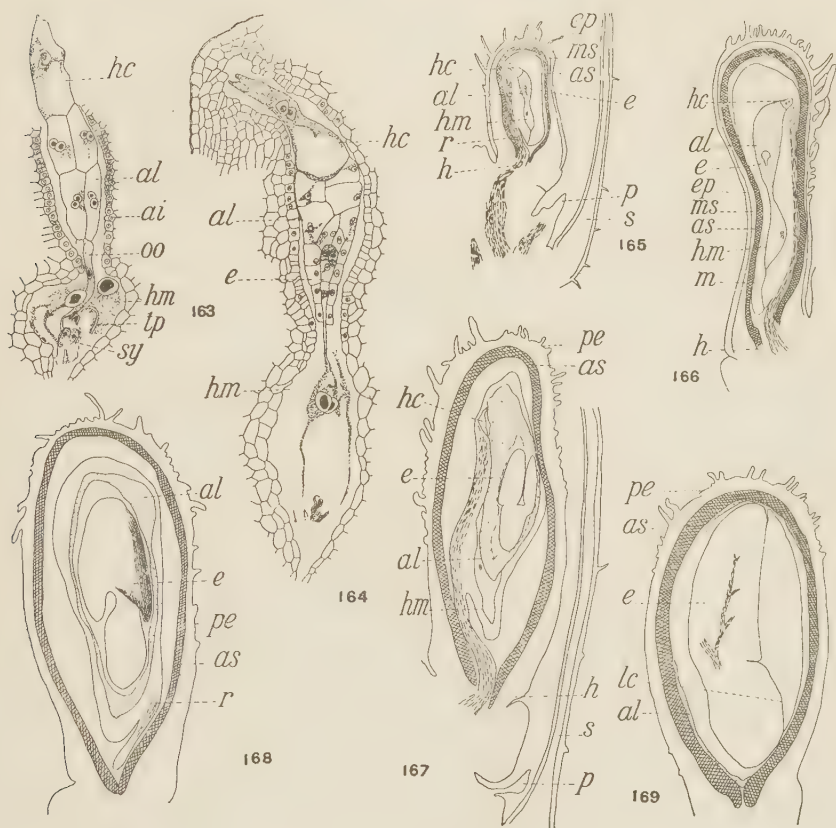


FIG. 163 à 169. — *Lophanthus chinensis* Benth. — Albumen : en 163 et 164, structure du sac embryonnaire ; de 165 à 168, schémas de carpelles, en coupe longitudinale ; en 169, coupe longitudinale de la graine. *lc*, lobe cotylédonaire. G. : 32 de 165 à 169 ; 215 pour 163 et 164.

synergides ; les traces de parois que l'on observe encore près du micropyle appartiennent, selon toute vraisemblance, au tube pollinique.

2. — Albumen. — On retrouve, en 163, les trois étages habituels constitués par l'albumen proprement dit et les deux suçoirs.

a) Albumen proprement dit. — Il reste longtemps inclus dans la chambre chalazienne. En 163, il est formé de deux étages de quatre cellules quadrants ; les cellules supérieures sont plus courtes, plus élargies ; les noyaux arrondis ont un diamètre de $5\ \mu$, le protoplasme est fortement vacuolaire. En 164, les cellules sont encore minces dans la région inférieure de l'albumen, larges au contraire dans la région supérieure ; les divisions longitudinales sont plus actives dans la région moyenne. En 166, la limite de l'albumen, rectiligne en bordure du raphé, est incurvée sur la face opposée ; le sommet de la convexité est situé un peu au-dessous du niveau de la chalaze ; il n'y a plus de tapis. En 167, l'albumen proprement dit a digéré une bonne partie des tissus du lobe tégumentaire ; il a envahi une portion importante de la chambre micropylaire et rejeté latéralement, du côté du raphé, les noyaux de l'haustorium ; il s'est creusé d'une cavité dans sa région médiane, par suite de l'action digestive qu'exerce sur lui l'embryon. En 168, l'albumen a fait totalement disparaître la chambre micropylaire, mais il est réduit à quelques assises de cellules, par suite du développement de l'embryon. En 169, il n'y a plus de tégument ; il ne reste plus qu'une assise cellulaire discontinue d'albumen proprement dit ; le reste de la cavité est occupé par l'embryon : les *Lophanthus* appartiennent donc aux Labiées exalbuminées.

b) Haustorium chalazien. — Le suçoir chalazien est unicellulaire et binucléé ; son volume est rapidement élevé : dans le jeune ovule figuré en 163, il mesure environ $64\ \mu$ de long sur $33\ \mu$ de large. alors que les cellules voisines d'albumen proprement dit mesurent $34\ \mu$ sur $15\ \mu$; irréguliers, les noyaux du suçoir atteignent de 6 à $8\ \mu$ de diamètre ; le protoplasme est localisé sur tout le long de la paroi bordant le raphé ; du côté opposé, deux grandes vacuoles sont séparées par une travée protoplasmique transversale. En 164, l'haustorium a une longueur de $87\ \mu$; son volume est sensiblement le tiers du volume total de l'albumen ; le protoplasme est localisé maintenant dans la région chalazienne amincie de la cellule ; une vaste vacuole occupe la portion qui borde l'albumen proprement dit ; les noyaux sont situés dans la région protoplasmique ; ils atteignent un diamètre moyen de $7\ \mu$; les nucléoles sont volumineux. En 166, le suçoir est toujours identifiable, mais en 167, seule une partie de la chambre qui le contenait existe encore, écrasée par l'albumen.

c) Haustorium micropylaire. — Il occupe la chambre micropylaire du sac ; il est unicellulaire et binucléé. En 163, il est très riche

en protoplasme ; c'est le moment où il est traversé par l'oospore qui se dirige vers l'albumen proprement dit ; il semble exercer une certaine activité digestive sur le tégument ovulaire, dans la région du micropyle ; les noyaux sont relativement gros, ils ont des diamètres de 11 à 12 μ ; leur contour est assez irrégulier. En 164, le suçoir s'est agrandi aux proportions de la chambre qui le contient, mais le protoplasme n'est dense qu'autour des noyaux ; ces derniers conservent sensiblement le volume précédent. L'haustorium micropylaire persiste longtemps : il est encore identifiable en 167. Dans les suçoirs âgés, les noyaux se réfugient le long du tégument bordant la région du raphé.

3. — Embryon. — L'oospore pénètre tardivement dans l'albumen, mais l'embryon se développe ensuite rapidement et occupe toujours un volume important de la chambre micropylaire.

Le développement de l'embryon s'effectue selon le mode habituel aux *Nepeteae*. Le proembryon bicellulaire (fig. 170) donne un sporophyte tétracellulaire, par division longitudinale de la cellule apicale et cloisonnement transversal de la cellule basale. Les cellules quadrants, représentées en 171, sont remarquables par l'irrégularité de leur contour ; cette forme dyssymétrique est en rapport avec le mode de segmentation des blastomères dont les cloisonnements sont loin d'être synchroniques ; le volume du suspenseur, qui ne comprend encore que deux cellules, est faible si on le compare au volume du globule embryonnaire. La figure 173 correspond au stade des octants ; le suspenseur est devenu relativement volumineux ; il est tricellulaire seulement, l'élément moyen, probablement, ne s'étant pas encore divisé. Ensuite, le dermatogène se différencie normalement dans les deux étages *l* et *l'* ; à cette époque (fig. 174), le suspenseur comprend quatre cellules.

Comme, en 175, la cellule supérieure du suspenseur est en voie de cloisonnement, l'hypophyse sera assurément formée, dans ce cas au moins, à partir d'une cellule petite-fille de *m*. La différenciation de l'hypophyse s'effectue par apparition d'une cloison qui s'insère sur les parois inférieures du dermatogène de l'étage *l'* (fig. 176). En même temps, apparaissent le périblème et le plérome, pendant que les divisions se poursuivent dans la partie cotylée. Les stades suivants offrent des caractères tout à fait normaux : chacun des deux étages de l'hypophyse, en particulier, est constitué, à un certain moment, par quatre cellules quadrants (fig. 177 et 178) qui correspondent, d'une part, aux initiales de l'écorce au sommet

radiculaire *iec* et, d'autre part, aux cellules mères de la portion moyenne de la coiffe *co*. Le suspenseur *sensu stricto* est constitué en définitive par six à sept cellules ; il doit jouer un rôle important chez le *Lophanthus chinensis*, car il est très persistant et ses noyaux,

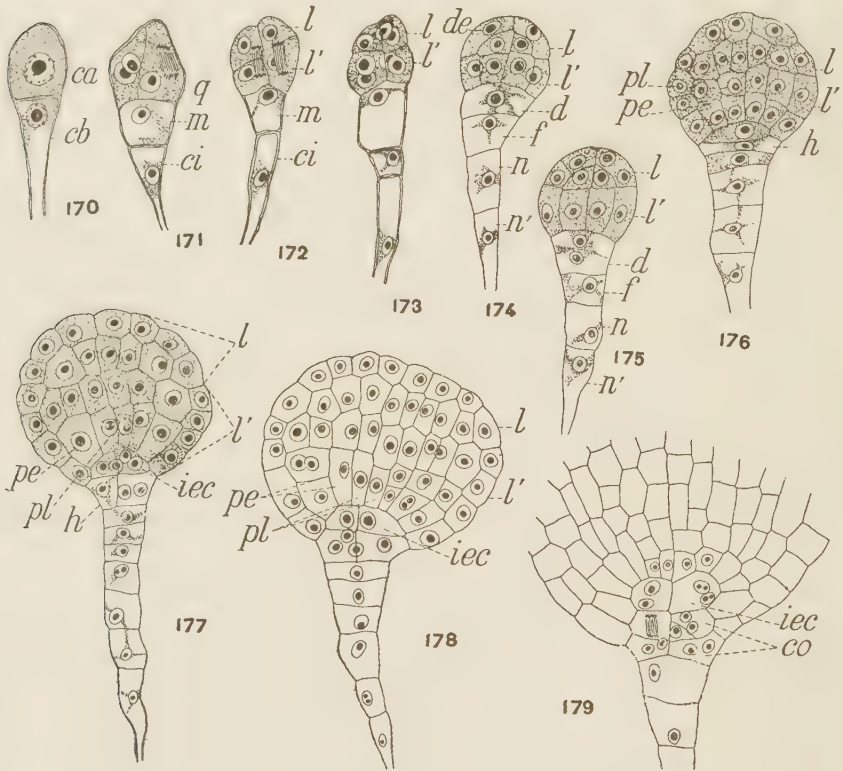


FIG. 170 à 179. — *Lophanthus chinensis* Benth. — Embryon : en 171, quadrants ; en 173, octants ; en 174, formation du dermatogène ; en 176, les histogènes internes sont différenciés ; en 179, région hypophysaire d'un embryon assez âgé. G. : 610.

souvent pourvus de deux nucléoles, restent longtemps volumineux.

Les feuilles cotylédonaires prennent une forme lobée à leur point de jonction avec la tigelle ; munis d'un simple renflement en 167, d'un bourrelet très net en 168, les cotylédons prennent, en 169, l'aspect de boucliers, dont l'extrémité inférieure atteint presque la pointe de la radicule.

CONCLUSIONS

L'interprétation sera toujours très voisine de celle qui a été donnée pour les autres *Nepeteae*, cependant, le tapis ne possède qu'une activité faible et fugace ; peut-être cette déficience apparente explique-t-elle la taille très importante des haustoriums et, plus particulièrement, du suçoir chalazien ; ces organes suppléeraient, dans cette hypothèse, à l'activité réduite du tapis. Un autre caractère intéressant est représenté par la situation des noyaux de l'haustorium micropylaire en bordure du raphé, quand le suçoir chalazien tend à disparaître ; étant donné ce rapprochement de l'appareil conducteur et des noyaux de l'haustorium, il est possible qu'il y ait remplacement de la formation chalazienne par la formation micropylaire, puisqu'il n'y a pas de cellules d'albumen proprement dit différenciées qui puissent tenir le rôle de l'haustorium chalazien disparu ; maintenant, peut-être ne s'agit-il, que d'un refoulement mécanique des noyaux par l'albumen proprement dit en voie de croissance.

Avant que l'albumen ait atteint son plein développement, l'embryon commence à le digérer, si bien que, simultanément, le tégument est absorbé par l'albumen et l'albumen par l'embryon ; cela est particulièrement visible en 167.

Lallemantia iberica Fisch. et Mey.

Lallemantia peltata Fisch. et Mey.

S. Junell (68) a très bien décrit la marche des segmentations de l'albumen du *Lallemantia iberica* ; il ne sera pas toutefois inutile de montrer de manière plus précise comment se forment et se comportent les suçoirs ; d'autre part, les dessins accompagnant le texte de l'auteur ne sont pas très nombreux et de plus amples illustrations me paraissent nécessaires ; enfin, Junell, tout en remarquant que l'embryon pénètre dans l'albumen avec un certain retard, ne dit rien des processus de sa segmentation. La paroi du fruit adulte, étudiée par S. Wagner (150) chez le *L. iberica* et le *L. peltata*, se rapproche de celle des *Dracoccephalum* par la présence d'un épicarpe mucilagineux ; elle diffère des trois autres *Nepeteae*, également examinées, dont l'épicarpe est dépourvu de mucilage.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A première vue, l'ovule des *Lallemantia* est très différent de celui des autres *Nepeteae* ; à mon avis, on peut cependant expliquer

assez aisément la plupart des différences constatées, si l'on tient compte d'une particularité qui doit être la cause déterminante de tous ces phénomènes, c'est-à-dire, la longueur démesurée de la région qui borde le micropyle.

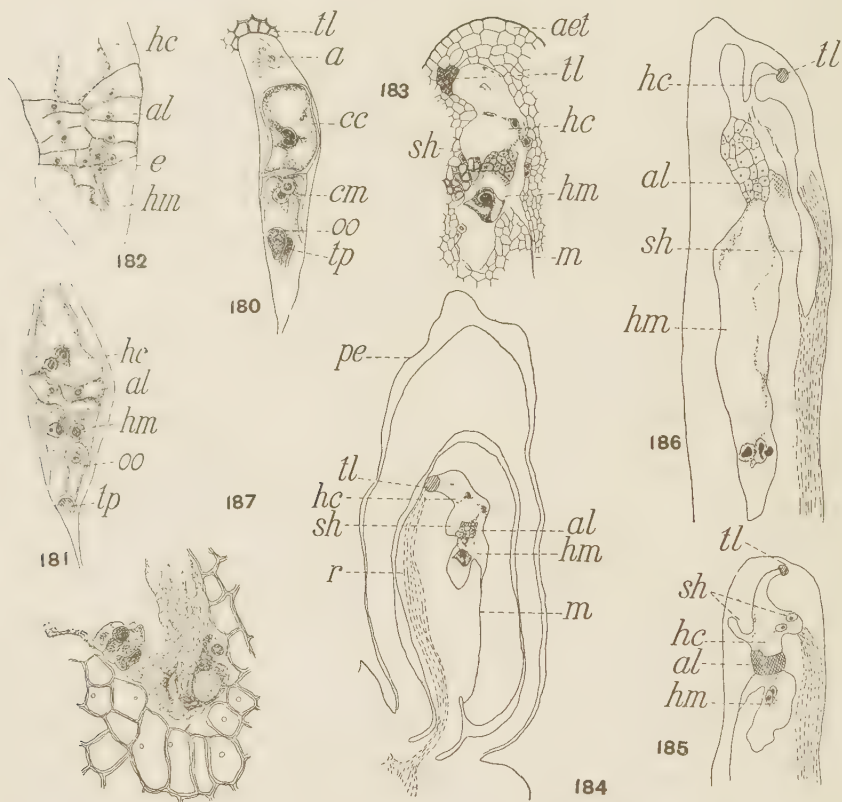


FIG. 180 à 184. — *Lallemantia peltata* Fisch. et Mey. — FIG. 185 à 187. — *Lallemantia iberica* Fisch. et Mey. — Albumen : de 180 à 182, premières segmentations de l'albumen ; en 184, 185 et 186, schémas d'ovules en coupe longitudinale ; en 183, sac embryonnaire correspondant à l'ovule figuré en 184 ; en 187, les noyaux de l'haustorium micropylaire. G. : 43 pour 185 et 186 ; 47 pour 184 ; 87 pour 183 ; 174 pour 187 ; 203 pour 182 ; 260 pour 180 et 181.

A. — Le tégument ovulaire. — Il est très volumineux en comparaison du sac embryonnaire, mais la répartition des tissus est très inégale. Si on examine seulement la moitié supérieure de l'ovule, elle comprend déjà tout le sac embryonnaire (fig. 184) ; dans cette région, le tégument rappelle celui des autres *Nepeteae* ; on retrouve ainsi le lobe tégumentaire qui se développe peu à peu au-dessus du

niveau de la chalaze (fig. 184 et 186). Les tissus situés à l'extrémité chalazienne du sac se lignifient très rapidement et il n'existe pas de tapis.

La deuxième moitié de l'ovule ne comprend que le micropyle, entouré d'un tissu bien plus volumineux que celui que l'on observe chez les autres *Nepeteae*, où il est cependant déjà remarquablement développé ; cette curieuse disposition fait que le raphé est très long en proportion du sac embryonnaire.

B. — Le sac embryonnaire. — Avant fécondation et lors des premiers stades du développement de l'albumen, le sac embryonnaire ne présente qu'une chambre unique, fait exceptionnel chez les Labiées. Plus tard, on retrouve deux chambres comme chez les autres *Nepeteae*, mais c'est l'albumen qui les crée chez les *Lallemantia*.

Au moment de la fécondation, l'oosphère est isolé, tout près du micropyle, le noyau secondaire est situé sensiblement au centre de la cavité, trois antipodes assez volumineuses figurent à l'extrémité chalazienne.

Après fécondation, l'albumen commence à se diviser dans les limites primitives du sac embryonnaire.

1. — Antipodes. — Les antipodes sont en voie de désorganisation complète, lors des toutes premières divisions de l'albumen (fig. 180).

2. — Albumen. — Après la première division de l'albumen qui est transversale, s'observent deux cellules superposées ; dans ces cellules, les noyaux se divisent ensuite, mais aucune paroi ne sépare les noyaux de la cellule chalazienne, tandis que la cellule micropylaire se cloisonne longitudinalement (la paroi longitudinale, parallèle au plan du dessin, est invisible en 180). Les deux éléments inférieurs se cloisonnent ensuite transversalement et on observe, en définitive, les trois étages habituels et fondamentaux de l'albumen des Labiées.

a) Albumen proprement dit. — Les deux cellules figurées en 181 sont remarquables par leur aspect tabulaire ; elles sont allongées perpendiculairement à l'axe du sac ; cet aspect persiste en 182, car les divisions sont surtout transversales : l'albumen compte alors quatre étages de cellules. C'est à ce moment que les divisions longitudinales deviennent plus nombreuses : en 183, s'il y a toujours trois à quatre assises de cellules en hauteur, il y en a également

trois à quatre en largeur et les segmentations sont maintenant nombreuses dans la partie inférieure de l'albumen. En 185, l'ensemble de l'albumen proprement dit est encore plus large que long, mais, en 186, ces rapports sont inversés et ses éléments présentent l'aspect habituel des cellules d'albumen. L'extension s'effectue non seulement en direction du lobe tégumentaire, mais aussi dans la direction du micropyle.

b) *Haustorium* chalazien. — La cellule mère de l'*haustorium* chalazien est différenciée dès la première segmentation de l'albumen. Les deux noyaux ont, en 180, des dimensions de $5\ \mu$ sur $7\ \mu$, égales à celles des deux autres noyaux d'albumen, mais la cellule n'est pas encore terminée en pointe du côté de la chalaze ; le protoplasme est fortement vacuolaire. En 181, la cellule prend une forme conique, le protoplasme est vacuolaire dans la pointe et en bordure du tégument, les noyaux sont placés du côté de l'albumen proprement dit et mesurent à peu près le même diamètre qu'en 180, mais les nucléoles sont plus petits. En 183, l'extrémité de la cavité chalazienne est à présent limitée par une hypostase lignifiée et il s'est créé, au-dessous du niveau de la chalaze, un diverticule dirigé vers le raphé ; d'après un dessin de Junell, ce phénomène aurait déjà commencé à se produire lors des premières divisions de l'albumen, quand le protoplasme occupait toute la cavité. Sur le côté opposé au raphé sont situés les deux noyaux, maintenant d'un diamètre moyen de $13\ \mu$, et on observe, à leur niveau, un début de digestion des parois tégumentaires. En 185, on reconnaît toujours l'extrémité primitive du sac à son hypostase lignifiée ; cette région a été complètement abandonnée ; le début de digestion signalé en 183 a abouti à la formation d'un diverticule très net dans le tégument ovulaire, du côté opposé au raphé ; les noyaux, qui atteignent maintenant $20\ \mu$ sur $30\ \mu$, se sont reportés au niveau de la cavité dirigée vers le raphé qui, maintenant, fortement agrandie, pénètre dans les tissus conducteurs. La figure 186 fait assister à l'aboutissement de ces activités diverses : un très long tube a été creusé dans l'appareil conducteur, grâce à l'influence de l'*haustorium* chalazien ; prenant naissance dans le sac au-dessous du niveau de la chalaze, il n'est pas l'homologue exact du diverticule créé par le suçoir des *Sideritis*, par exemple, dans des tissus semblables. L'autre cavité, creusée sur la face opposée du sac, a continué de croître dans le tégument et, pour arriver à ce résultat, l'*haustorium* a digéré une grande partie des tissus du lobe supérieur de l'ovule. A des stades plus âgés, il semble que la cavité chalazienne finisse par communiquer dans la

région du raphé avec la cavité micropylaire, dont nous allons, à présent, étudier l'origine.

d) Haustorium micropylaire. — Les deux cellules qui sont l'origine de l'haustorium micropylaire sont séparées, en 181, par une cloison longitudinale incomplète ; les noyaux ont déjà un diamètre de 7 à 8 μ . En 183, les deux cellules se sont fusionnées et les noyaux agiront à présent de conserve ; cette cellule binucléée crée une nouvelle chambre micropylaire : en effet, la digestion intense des tissus tégumentaires qui va maintenant se produire ne prend pas place en bordure immédiate du micropyle, mais latéralement, entre le raphé et le micropyle. Le protoplasme est très dense, les noyaux sont volumineux (16 à 20 μ de diamètre). En 185, la cavité s'est agrandie, elle s'est allongée le long du micropyle et atteint presque les éléments conducteurs du raphé ; les noyaux ont quitté définitivement la chambre primitive : ils se trouvent placés à l'entrée de la nouvelle cavité. En 186, la digestion des tissus a été assez active pour faire disparaître également le micropyle sur une certaine profondeur ; les noyaux ont pénétré jusqu'au fond de la nouvelle cavité micropylaire ; ils sont irréguliers et se fragmentent ; leur taille dépasse 40 μ .

Le stade nucléaire figuré en 187 correspond à l'époque où les noyaux parviennent au fond de la cavité digestive avec la majeure partie du protoplasme, à l'emplacement où la destruction du tégument est la plus importante ; on assiste à des phénomènes de fragmentation intense, mais les nouveaux noyaux disparaissent généralement aussitôt que formés ; j'ai noté cependant l'existence simultanée de trois noyaux d'apparence active à des stades correspondant à celui qui est figuré en 183. Même quand les noyaux sont très éloignés de l'albumen proprement dit, ils restent réunis, par une mince travée protoplasmique, à la masse principale du protoplasme particulièrement abondant le long de l'albumen, au point de pénétration du suspenseur.

3. — Embryon. — Le noyau de la jeune oospore présente toujours un petit et un gros nucléole ; peut-être, faut-il voir là une fusion encore mal opérée entre l'oosphère et l'anthérozoïde. En tout cas, l'oospore pénètre assez tardivement dans l'albumen et, rappelant en cela celle des *Dracocephalum*, la cellule basale est entièrement située dans la chambre micropylaire.

L'embryon se développe de façon très régulière. Il se forme un proembryon bicellulaire (fig. 189), puis une tétrade normale en T

(fig. 190) ; les deux cellules supérieures fournissent quatre cellules quadrants (fig. 191), qui donnent, elles-mêmes, deux étages d'octants *l* et *l'* (fig. 192). Au stade des octants, le suspenseur ne comprend généralement que trois cellules, parfois deux seulement. En effet, le suspenseur reste court, l'embryon ne pénétrant pas au

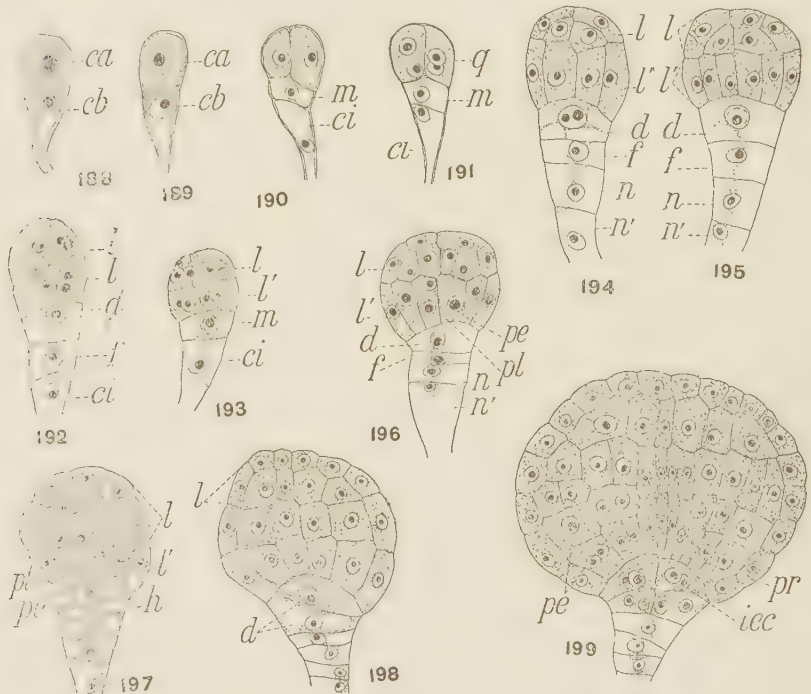


FIG. 188 et 196. — *Lallelantia peltata* Fisch. et Mey. — FIG. 189 à 195 et 197 à 199. — *Lallelantia iberica* Fisch. et Mey. — Embryon : en 188 et 189, proembryon bicellulaire ; en 190, tétrade en T régulière ; en 191, quadrants ; en 192, octants ; en 193, début de la différenciation du dermatogène ; en 194, proembryon à six étages ; en 195 et 196, le pérblast et le plérome sont apparus ; en 197 et 198, individualisation de l'hypophyse ; en 199, stade précédant l'apparition des cotylédons. G. : 610.

début profondément dans l'albumen ; plus tard, il se montre composé de quatre cellules ; c'est le nombre que l'on observe habituellement à tous les stades qui précèdent la différenciation hypophysaire chez les Labiées. Les figures 193 à 196 font assister à la séparation des histogènes ; d'après les signes de division du noyau de la cellule *d*, dans la figure 195, on peut placer le moment de la différenciation de l'hypophyse à ce stade qui correspond à la formation des premières cloisons transversales dans les cellules de la région hypocotylée : il apparaît une cloison horizontale qui s'insère, partie

sur les parois inférieures du dermatogène, partie sur la paroi latérale de la cellule *d* (fig. 197).

Il n'existe pas de grandes différences entre les embryons des *L. iberica* et *peltata* ; ceux du *L. peltata* ont simplement un suspenseur à articles très courts, plus courts que ceux du *L. iberica*, le globule embryonnaire pénétrant très peu dans les tissus de l'albumen.

CONCLUSIONS

Si l'on retrouve, chez les *Lallemantia*, les parties fondamentales des ovules des autres *Nepeteae*, il existe cependant des différences primordiales provenant vraisemblablement de la longueur excessive de la région micropylaire et de l'allongement considérable qui en résulte pour le raphé ; l'albumen est situé dès le début très loin du point de pénétration des aliments dans l'ovule ; il se rapproche du hile grâce à ses formations haustoriales ; l'haustorium chalazien d'abord, l'haustorium micropylaire ensuite, rivalisent d'activité digestive à l'égard du tégument et cette activité les met en rapport étroit avec l'appareil conducteur. Les suçoirs font cependant plus que chercher les aliments en provenance de la plante ; il est évident que les masses considérables de tissus digérés le long du micropyle par le suçoir inférieur contribuent efficacement à la nutrition de l'albumen et de l'embryon.

Conclusions générales sur les *Nepeteae*.

L'albumen type des *Nepeteae* a été décrit chez les *Nepeta*. En résumé, le sac embryonnaire renferme un haustorium chalazien binucléé, un albumen proprement dit, entouré d'une assise nourricière nettement différenciée ou tapis, un haustorium micropylaire binucléé et l'embryon. L'activité des haustoriums et du tapis est assez longtemps manifeste. L'embryon semble s'alimenter surtout à partir de l'haustorium micropylaire et il pénètre assez rapidement dans l'albumen. Enfin, et c'est là l'essentiel, c'est la région du raphé et la partie adjacente de l'ovule qui s'allongent surtout pendant les phénomènes de maturation ; l'albumen reste pratiquement inclus entre la région micropylaire et la région chalazienne ; cependant, tous les ovules présentent un petit lobe tégumentaire supérieur à la chalaze que l'albumen finit par occuper également.

Le *Glechoma hederacea* se montre très voisin des *Nepeta* ; le tapis est cependant plus fugace.

Chez le *Lophanthus chinensis*, l'assise nourricière disparaît encore plus tôt ; l'haustorium chalazien et l'haustorium micropylaire prennent, en compensation peut-être, une extension considérable ; c'est dans cette espèce que l'embryon se développe le plus rapidement.

Les *Dracocephalum* se distinguent par l'absence totale de tapis ; dans l'albumen et le tégument, certaines cellules se différencient et l'alimentation de l'albumen paraît s'effectuer par les tissus situés, dans le raphé, entre l'appareil conducteur et le sac.

Enfin, le sac embryonnaire des *Lallemantia* se comporte de façon très originale ; il est réduit d'abord à une seule cavité ; ce sont les deux suçoirs binucléés qui se développent très fortement et, exerçant une action digestive importante sur le tégument ovulaire, créent la division habituelle en chambre micropylaire et chambre chalazienne. Les tissus tégumentaires sont surtout abondants dans la région micropylaire, très allongée, et ce serait à cette particularité qui éloigne beaucoup l'albumen du hile qu'il faudrait attribuer la raison de la formation des diverticules haustoriaux. L'albumen, non entouré d'un tapis, est de taille relativement réduite et l'embryon ne semble pas attendre grand secours de son activité. Par contre, la digestion progressive de la région micropylaire par l'haustorium qui s'y développe semble très intimement liée aux phénomènes de nutrition du sporophyte et de l'albumen. Les *Lallemantia* présentent des caractères de transition fort nets avec les Labiées démunies de tapis que l'on rencontre parmi les *Lamiinae*. Les *Dracocephalum*, par l'absence de tapis et la modification de certaines cellules de l'albumen, présenteraient également des caractères évolués. Peut-être, n'est-il pas inutile de rappeler que S. Wagner a observé la présence de mucilage dans l'épicarpe de ces deux seuls genres, parmi les huit *Nepeteae* qu'il a examinées.

Si l'on veut maintenant établir les liens de parenté de la sous-tribu des *Nepeteae* au sein des Labiées, en se basant sur le mode de construction de l'albumen, on les rattachera aux *Ajugeae* les plus évoluées, celles du type *Teucrium*.

Stachyoideae Brunellinae.

Brunella vulgaris L.

Billings (13), en 1901, a étudié de façon assez sommaire l'albumen du *Brunella vulgaris*, mais les travaux de K. Schnarf (98), en 1917, constituent, par contre, une mise au point précise de cette question. L'exposé qui va suivre

mettra en lumière quelques nouveaux détails intéressant l'albumen ; il rendra compte de la marche de la segmentation dans l'embryon, encore indéterminée jusqu'à ce jour.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il rappelle beaucoup celui des *Nepeteae* ; les régions les plus intéressantes sont constituées par le lobe tégumentaire supérieur à la chalaze, le tapis et l'hypostase.

1. — Lobe tégumentaire. — Il est beaucoup plus développé que chez les *Nepeteae* et il est finalement digéré par l'albumen.

2. — Assise interne du tégument. — Elle est nettement différenciée en tapis autour de la portion inférieure de la chambre chalazienne quand l'albumen est très jeune (fig. 200) ; elle perd rapidement son aspect d'activité sur la face opposée au raphé, et conserve plus longtemps ses caractères primitifs le long du raphé.

3. — Région chalazienne. — A l'extrémité chalazienne du sac embryonnaire figurent quelques assises de petites cellules dont les parois sont lignifiées ; ces cellules sont en rapport avec l'appareil conducteur et constituent une véritable hypostase.

B. — Le sac embryonnaire. — Primitivement, le sac embryonnaire est légèrement incurvé et divisé en deux chambres dont les volumes sont sensiblement égaux ; la chambre chalazienne finit par éclater sous l'influence de l'albumen proprement dit qui écrase également par la suite la chambre micropylaire.

1. — Antipodes. — Elles sont identifiables lors des premières segmentations de l'albumen (fig. 200).

2. — Albumen. — D'après la figure 200, la première division de l'albumen avait abouti à la formation de deux cellules superposées ; la cellule supérieure, encore uninucléée, est l'origine du futur haustorium¹ chalazien ; la cellule inférieure s'est déjà segmentée longitudinalement, ce qui confirme l'observation de Schnarf à ce sujet (voir dans l'Introduction, p. 11, le schéma du développement de l'albumen selon le type *Brunella*).

a) Albumen proprement dit. — Les divisions sont surtout transversales en 201 ; on remarque cependant que le volume des cellules supérieures est plus considérable sur la face opposée au raphé.

En 203, de nombreuses divisions ont eu lieu dans toutes les directions ; les cellules disposées sur la face de l'albumen opposée au raphé sont toujours plus volumineuses. Jusqu'au stade qui vient d'être décrit, l'albumen se développe surtout le long du raphé et



FIG. 200 à 211. — *Brunella vulgaris* L. — Albumen et embryon : en 200, 201 et 203, aspect détaillé de l'albumen pendant ses premiers cloisonnements ; en 203 a, un haustorium chalazien très grossi ; en 205, région avoisinant le raphé dans un ovule relativement âgé ; en 202 et 204, coupes longitudinales schématisques de carpelles ; de 206 à 211, principaux stades du développement de l'embryon. G. : 20 pour 204 ; 23 pour 202 ; 87 pour 203 et 205 ; 176 pour 201 ; 260 pour 200 ; 1000 pour 211 ; 60 de 206 à 210.

face à la chalaze ; en 204, il commence à s'accroître dans la direction du lobe tégumentaire ; de plus, les cellules de l'albumen qui étaient en bordure de la chambre micropylaire en 203 sont déportées dans la direction du raphé : au nombre de quatre, elles sont volumineuses, riches en protoplasme, ont des noyaux d'un dia-

mètre de 9 μ , quand les noyaux des autres cellules mesurent 5 à 6 μ . Ces faits se produisent parallèlement à la désorganisation du suçoir micropylaire et sont accompagnés de la disparition de l'étrangement qui séparait les deux chambres : l'albumen commence alors à déborder dans la chambre micropylaire (détails en 205).

b) *Haustorium* chalazien. — Issu de la cellule chalazienne isolée lors du premier cloisonnement de l'albumen, il est unicellulaire et binucléé en 201 ; la cellule est allongée et étirée vers la chalaze ; le protoplasme est situé dans la pointe, ainsi que les noyaux qui atteignent environ 5 μ sur 9 μ de diamètre ; une vacuole occupe la portion en contact avec l'albumen. En 203, la cellule est peu vacuolaire, les noyaux sont placés maintenant le long de l'albumen proprement dit et atteignent une dizaine de μ . Un peu avant la disparition de la cellule haustoriale (fig. 203 a), le protoplasme est surtout abondant dans la partie proche de la chalaze ; on distingue assez régulièrement une petite pointe *a* dirigée vers le raphé en bordure des cellules du tapis, comme s'il se produisait à ce niveau un début de digestion du tégument, les noyaux sont situés dans la région moyenne de la cellule. Aux stades correspondant à 201 et 205, le suçoir a perdu toute activité ; il est en pleine désorganisation.

C. — *Haustorium* micropylaire. — Il occupe la chambre micropylaire et il est volumineux. En 201, les deux noyaux atteignent chacun un diamètre de 13 μ . En 203, la chambre s'est beaucoup plus allongée qu'élargie et le suçoir qui l'occupe mesure environ 50 μ de large, sur 340 μ de long ; les noyaux n'ont pas changé de taille. A l'époque où la chambre s'élargit par suite de la pression que lui fait subir l'albumen en voie de croissance, le suçoir a perdu toute son activité.

3. — Embryon. — Le développement de l'embryon s'effectue selon les lois générales qui règlent la marche de la segmentation chez les Labiées. La cellule apicale du proembryon bicellulaire (fig. 206) se cloisonne longitudinalement (fig. 201), donnant un proembryon tricellulaire, puis les cellules filles de *ca* fournissent quatre quadrants par une nouvelle bipartition verticale (fig. 207) ; pendant ces divisions, la cellule basale a donné, par cloisonnements transversaux, un suspenseur constitué finalement de trois éléments ; la cellule inférieure se divise tardivement et présente des formes de dégénérescence. Le stade des octants est figuré en 208 ; le suspenseur est alors quadricellulaire. Le dermatogène se différencie ensuite

sur tout le pourtour du globule embryonnaire. L'apparition du périblème et du plérôme, les segmentations transversales des diverses cellules de l'axe hypocotylé *l'* s'effectuent régulièrement (fig. 210). Les divisions de la partie cotylée sont particulièrement fréquentes. Le suspenseur reste quadricellulaire et la différenciation de l'hypophyse est tardive. La figure 211 fait assister au développement des protubérances cotylédonaire : on identifie facilement, sous le dermatogène, une assise de périblème *mc*, entourant la cellule de plérôme central *mv*. La région hypophysaire se cloisonne relativement avec lenteur : au stade avancé correspondant à la formation des cotylédons, l'étage supérieur est constitué seulement de deux cellules et l'étage inférieur de trois cellules.

C'est un caractère propre à l'espèce dont il s'agit de se segmenter bien plus rapidement dans la région cotylée *l* que dans l'axe hypocotylé *l'* ; cette particularité, jointe au volume relativement élevé du suspenseur par rapport au jeune globule embryonnaire, constituent les seuls faits saillants du développement de l'embryon chez le *Brunella vulgaris*.

Examinée dans ses rapports avec l'albumen, la croissance de l'embryon présente des caractères frappants : l'embryon arrive au stade cotylédoné dans un albumen relativement fort peu développé et il est déjà très volumineux avant que l'albumen ait atteint l'état adulte.

CONCLUSIONS

Le *Brunella vulgaris* présente certaines des particularités des *Nepeteae*. Trois faits sont remarquables :

a) le développement initial de l'albumen s'effectue en largeur ; les tissus situés entre la chalaze et la chambre micropylaire s'allongent peu et le suçoir chalazien ne s'éloigne guère, en conséquence, de l'haustorium micropylaire ;

b) le tégument ovulaire se développe en grande partie au-dessus du niveau de la chalaze ; il forme un tissu de réserve qui se trouve digéré par l'albumen ;

c) des cellules d'albumen se différencient en bordure du raphé : leur situation et leur aspect permettent de supposer qu'elles servent d'intermédiaire entre l'appareil conducteur et l'albumen, à la place des suçoirs disparus.

Ainsi, à la nutrition de l'albumen, concourent les deux suçoirs

d'abord, puis le tégument lui-même aidé par un appareil à caractère haustorial, différencié par l'albumen proprement dit.

Conclusions générales sur les *Brunellinae*.

Représentant de la petite sous-tribu des *Brunellinae* qui comprend en outre, les *Cleonia* et les *Brazoria*, le *Brunella vulgaris* ressemble aux *Nepeteae* typiques par ses deux suçoirs binucléés et son tapis ; il en diffère par le développement initial de l'albumen en largeur ; il n'y a pas d'allongement important des tissus situés le long du raphé, ce qui n'éloigne guère la chalaze de l'haustorium micropylaire ; les différences s'accroissent encore lorsque l'albumen se développe fortement au-dessus du niveau de la chalaze qui devient latérale, fait très peu marqué chez les *Nepeteae* étudiées ; enfin, les deux suçoirs perdent rapidement leur activité et sont remplacés par un organe spécial différencié par l'albumen proprement dit.

L'embryon est caractérisé par le développement précoce et anormal chez les Labiées de sa région cotylée ; à toutes les étapes de la formation de la graine, il est volumineux par rapport à l'albumen.

Stachyoideae Melittinae.

Melittis Melissophyllum L.

Jusqu'à présent, l'embryologie des *Melittis* était restée totalement inconnue. L'étude qui suit porte sur les phénomènes généraux présidant à la transformation de l'ovule en graine chez le *Melittis Melissophyllum* L.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Dans l'ovule non fécondé, il est déjà assez volumineux par rapport à l'étroit sac embryonnaire ; il s'accroît ensuite surtout face au sac et au-dessus de lui ; on retrouve ainsi le lobe supérieur des *Brunellinae* et, en plus, un volumineux tissu sur toute la face de l'ovule opposée au raphé. L'assise interne du tégument bordant la chambre chalazienne est formée de cellules disposées régulièrement, mais ne présentant pas, même dans l'ovule sur le point d'être fécondé, les caractères d'un épithélium différencié : les assises adjacentes du tégument lui sont sensiblement identiques. Autour de la chambre micropylaire, les cellules

de bordure sont disposées aussi assez régulièrement, mais elles sont aplaties (fig. 213).

Après la fécondation, un trichome apparaît à la surface de l'ovule (*ps* en 216), sauf sur le raphé et sur la région avoisinant le micropyle.

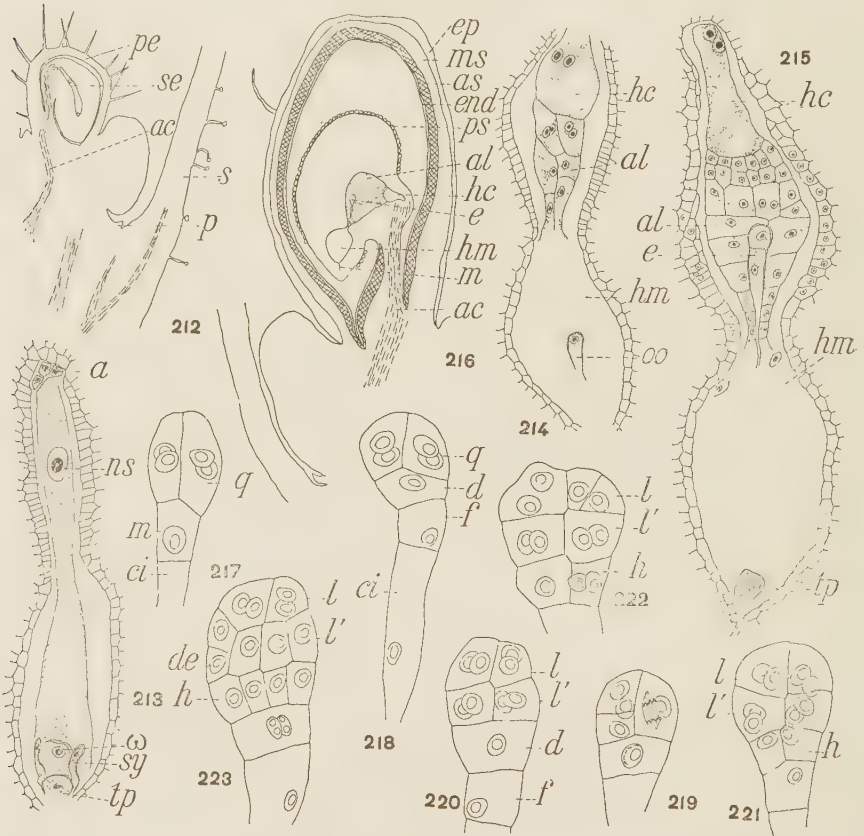


FIG. 212 à 223. — *Melittis Melissophyllum* L. — Albumen et embryon : en 212 et 216, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 213, sac embryonnaire avant fécondation ; en 214 et 215, coupes longitudinales d'albumens ; de 217 à 223, premiers stades du développement de l'embryon : en 217 et 218, quadrants ; en 220, octants ; en 221, différenciation de l'hypophyse ; en 223, séparation du dermatogène. G. : 15 pour 212 et 216 ; 153 pour 213, 214 et 215 ; 406 de 217 à 223.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est formé de deux chambres de longueurs égales, mais de volumes dissemblables : la chambre chalazienne est plus étroite que la chambre micropylaire. Après la fécondation, les deux chambres s'accroissent simultanément (fig. 214 et 215), mais en 216, la chambre chalazienne est devenue

plus vaste et tend à se développer au-dessus du niveau de la chalaze.

1. — Synergides. — Elles sont identifiables en 213, de chaque côté de l'oosphère ; elles ne persistent pas après la fécondation.

2. — Antipodes. — Au nombre de trois à l'extrémité chalazienne du sac, avant fécondation (fig. 213) ; elles disparaissent rapidement par la suite.

3. — Albumen. — En 215, on retrouve un étage d'albumen proprement dit, un suçoir micropylaire et un suçoir chalazien.

a) Albumen proprement dit. — En 214, il est constitué d'une assise de deux cellules, surmontée d'une assise de quatre cellules. La figure 215 correspond à un ovule beaucoup plus âgé ; les divisions ont continué d'être actives surtout dans la partie supérieure de l'albumen, correspondant à la région moyenne du sac embryonnaire ; mais il faut faire deux parts des cellules observées : celles qui sont situées au sommet, sous l'haustorium chalazien, ont une forme cubique et un protoplasme abondant, très peu vacuolaire, caractères qui les différencient des cellules sous-jacentes semblables aux éléments normaux d'albumen, chez les Labiées ; dans la partie inférieure de l'albumen, les divisions sont encore peu nombreuses et les éléments situés dans l'étranglement du sac, en contact avec l'haustorium micropylaire, sont petits et riches en protoplasme. En 216, l'albumen ne s'est encore guère accru qu'entre le niveau de la chalaze et la chambre micropylaire ; par contre, dans sa partie supérieure, il s'est également étendu en largeur, face à la chalaze. Le tégument est énormément développé à cette époque ; l'albumen le fera disparaître avant d'atteindre sa maturité.

b) Haustorium chalazien. — Il est unicellulaire en 214 ; la cellule renferme peu de protoplasme, de grands hydroleucites dans la région en contact avec l'albumen proprement dit et deux noyaux de $8\ \mu$ de diamètre. En 215, il existe une série de vastes vacuoles séparées par des travées épaisses de protoplasme, dans la région du suçoir voisin de l'albumen proprement dit ; les deux noyaux, situés tout près de la chalaze, ont maintenant un diamètre d'une dizaine de μ ; le diamètre des noyaux d'albumen proprement dit est, à la même époque, de $5\ \mu$ en moyenne. En 216, on ne retrouve plus que l'emplacement de l'haustorium ; la cellule a totalement disparu.

c) *Haustorium micropylaire*. — Il n'est pas encore différencié en 214, alors que l'oospore s'allonge déjà ; la chambre micropylaire est vide et les deux futurs noyaux du suçoir sont encore dans la chambre chalazienne, séparés par une cloison longitudinale et absolument identiques à ceux de l'albumen proprement dit. En 215, ils ont émigré dans la vaste chambre micropylaire, mais, s'ils ont des dimensions assez importantes de 6 sur 12 μ environ, ils ne possèdent pas de gros nucléoles et ne sont entourés que d'une très faible quantité de protoplasme ; l'*haustorium micropylaire* témoigne d'une activité réduite ; cependant, on constate, à son niveau, une légère destruction des parois de la chambre.

4. — Embryon. — L'oospore s'allonge tardivement ; elle a à traverser un espace considérable dans la chambre micropylaire, avant de pénétrer dans l'albumen (fig. 214).

Les premiers stades du développement sont identiques à ceux qui ont été décrits au sujet du *Glechoma hederacea*. En 215, figure un procambion bicellulaire et, en 217, 218, le stade des quadrants ; aux quatre blastomères supérieurs correspond un suspenseur de deux à trois éléments, la cellule basale se segmentant tardivement et pouvant même rester indivise. Les cellules octants apparaissent les unes après les autres, à partir des quadrants (fig. 219 et 220) ; en même temps, l'élément supérieur du suspenseur, cellule fille de l'article intermédiaire *m*, se différencie en cellule mère de l'hypophyse, en se segmentant à l'aide d'une cloison verticale (fig. 221). Les premières segmentations des octants supérieurs se produisent souvent de façon irrégulière (parois anticlines verticales en 222 et 221) et présentent parfois un retard considérable sur celles des étages inférieurs (fig. 223 et 226) ; le cloisonnement de l'étage *l'* se poursuit régulièrement.

Dans l'hypophyse, les divisions, remarquablement précoces, sont transversales ou verticales, chacun des deux premiers éléments engendrés pouvant se conduire de façon non identique (fig. 224) ; il en résulte fréquemment une dissymétrie marquée par rapport à l'axe de l'embryon (fig. 230 et 233) ; d'autre part, le jeune sporophyte apparaît souvent tordu par suite de cette segmentation inégale ; l'équilibre renaît aux stades ultérieurs.

Dans le suspenseur, la cellule sous-jacente à l'hypophyse peut également se diviser par une cloison verticale (fig. 223 et 233). Enfin, le développement de la partie cotylée présente, maintes fois, un retard sérieux sur celui des deux autres régions.

En résumé, les diverses portions de la plante tirent leur origine des mêmes étages du proembryon que chez les Labiées du type *Mentha* ou *Glechoma* ; l'originalité du *M. Melissophyllum* consiste dans le mode du cloisonnement initial de l'hypophyse, dont les segmentations se produisent, de plus, avec une très grande rapidité.

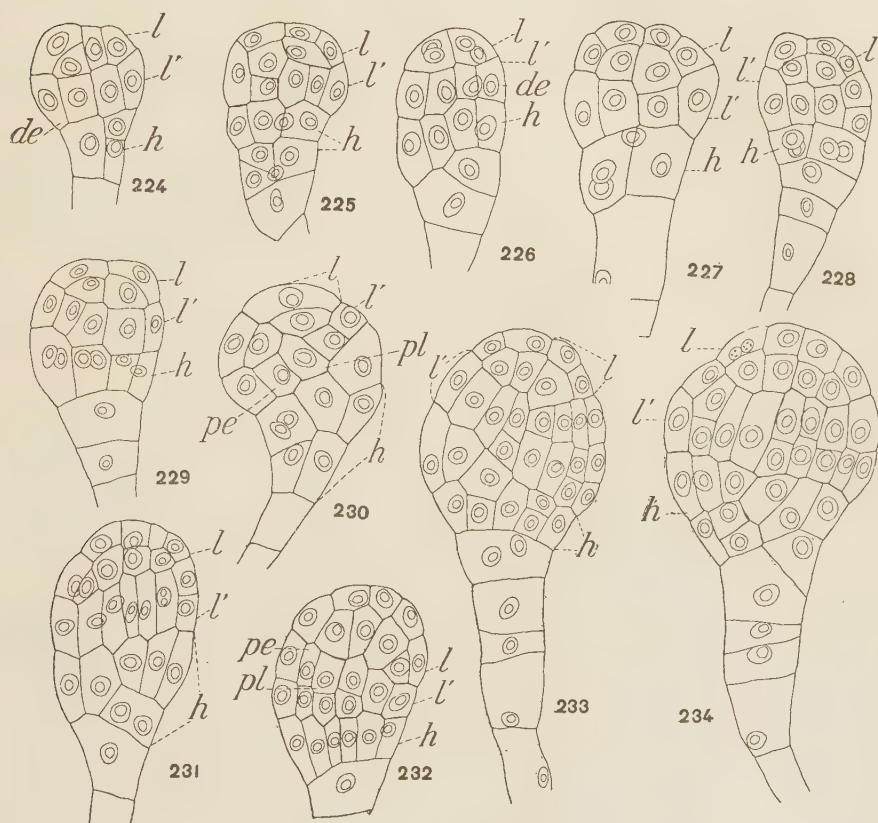


FIG. 224 à 234. — *Melittis Melissophyllum* L. — Embryon (suite) : en 226, dermatogène ; cloisonnements irréguliers de l'hypophyse. G. : 406.

CONCLUSIONS

On tirera, des faits observés, sensiblement les mêmes conclusions que dans les cas précédents. Cependant, l'haustorium chalazien est beaucoup plus rapidement actif que le suçoir micropylaire et paraît plus tard remplacé dans ses fonctions par des cellules

d'albumen proprement dit qui, situées à son contact, sont disposées régulièrement et se montrent riches en protoplasme.

En raison de la forme de l'ovule, il ne peut y avoir aucun rapport entre la région du raphé et le suçoir micropylaire dont l'activité ne peut s'exercer que sur le tégument voisin.

Le tégument ovulaire, très développé en face et au-dessus du sac embryonnaire, offre à l'albumen une masse importante de tissus à digérer.

Le développement est très voisin de celui des *Brunellinae* où l'accroissement de l'albumen se fait un certain temps entre la chalaze et la chambre micropylaire, où l'haustorium chalazien et l'haustorium micropylaire sont remplacés assez rapidement par des cellules d'albumen proprement dit, où le tégument joue également un rôle de réserve important. Mais, il y a un tapis chez les *Brunella*, il n'y en a pas chez les *Melittis*.

Conclusions générales sur les *Melittinae*.

Placées par Briquet (20) entre les *Brunellinae* et les *Lamiinae*, les *Melittinae* présentent de grandes analogies avec la première de ces sous-tribus ; elles se rapprochent également de la seconde par le fort développement du tégument au-dessus du niveau de la chalaze et l'absence de tapis ; néanmoins, l'haustorium chalazien est plus développé qu'il ne l'est en général chez les *Lamiinae*.

Appartenant également aux *Melissinae*, le *Physostegia virginiana* Benth. étudié par Sharp (108) et Junell (68) se rapproche encore bien plus de certaines *Lamiinae* : dès les premières segmentations qui ont lieu dans la chambre chalazienne très petite et étroite, un lobe du sac embryonnaire, situé au-dessus de la chambre chalazienne, se remplit des cellules d'albumen qui accomplit pratiquement tout son développement au-dessus du niveau de la chalaze ; l'haustorium chalazien n'a qu'un rôle secondaire ; le suçoir micropylaire est assez riche en plasma et contient de grands noyaux, peut-être plus de deux, d'après Sharp. Mais c'est surtout du lobe tégumentaire que l'albumen doit tirer les aliments nécessaires à sa croissance.

R. Souèges, dans son travail sur l'embryogénie des Labiées (122), incline à penser, d'après les observations malheureusement trop restreintes de Sharp, que le *P. virginiana* vient vraisemblablement se ranger, au point de vue de l'embryogenèse, très près du *Mentha viridis*.

Stachyoideae Lamiinae.

Phlomis alpina L.

Phlomis chrysophylla Boiss.

S. Wagner (150) a fait connaître la structure du péricarpe de divers *Phlomis*, mais l'albumen et l'embryon de ce genre n'ont encore été l'objet d'aucune étude.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il comprend quelques assises cellulaires seulement autour du sac embryonnaire avant la fécondation. Après fécondation, il se développe de façon considérable, surtout au-dessus du niveau de la chalaze. Il n'y a pas de tapis ; la surface de l'ovule porte des poils sécréteurs.

B. — Le sac embryonnaire. — Lors des premières segmentations, il est formé de deux chambres tout à fait inégales : en 236, la chambre chalazienne mesure $200\ \mu$ de long sur 70 de large, en moyenne, et la chambre micropylaire $550\ \mu$ de long sur $160\ \mu$ de large. A la limite des deux chambres existe une petite excroissance du sac embryonnaire, dirigée vers le haut, et, à son contact, les cellules du tégument se vident de leur contenu ; désignée sous le nom de « lobe endospermique » par Sharp (108) et Junell (68) en des cas semblables, elle continuera de s'accroître par destruction progressive du lobe supérieur et se remplira, par la suite, des cellules de l'albumen proprement dit.

La chambre micropylaire conserve sensiblement la taille qu'elle avait lors des premières segmentations de l'albumen ; elle communique avec la masse de l'albumen par une sorte d'étranglement (fig. 238).

1. — Synergides. — Les synergides persistent quelque temps après la fécondation chez le *P. alpina* (fig. 236).

2. — Albumen. — Il est constitué, en 236, de trois étages de cellules ; on peut admettre comme tout à fait vraisemblable que la cellule binucléée située vers la chalaze a été isolée lors de la première division de l'albumen ; s'il en est ainsi, les deux autres étages proviennent de la division transversale de la cellule sœur et le

développement appartient au type *Stachys* décrit par Schnarf; en effet, si l'étage moyen est déjà formé de deux cellules séparées par une cloison longitudinale, la cellule qui s'ouvre librement sur la chambre micropylaire est encore uninucléée; cette dernière est la cellule mère de l'haustorium micropylaire; l'étage moyen est l'ori-

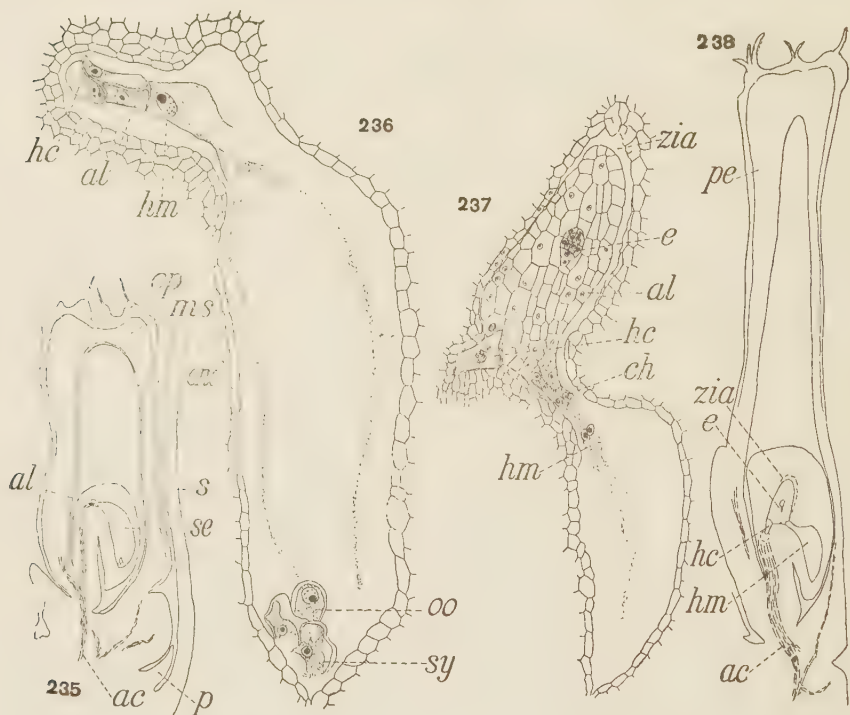


FIG. 235 et 236. — *Phlomis alpina* Pall. — FIG. 237 et 238. — *Phlomis chrysophylla* Boiss. — Albumen : en 235 et 238, coupes longitudinales de carpelles ; en 236 et 237, détails des albumens correspondants. G. : 15 pour 235 et 238 ; 26 pour 237 ; 130 pour 236.

gine de l'albumen proprement dit, l'étage chalazien jouera le rôle d'un haustorium.

a) Albumen proprement dit. — En 236, il est constitué de deux cellules allongées, séparées par une cloison longitudinale. En 237, il forme un vaste tissu et, ce faisant, a digéré le tégument ovulaire très développé au-dessus du sac embryonnaire ; trois régions sont intéressantes par leur spécialisation. Ce sont : les cellules de l'albumen bordant la cavité *zia*, qui possèdent le pouvoir de digérer abondamment les parois de l'ovule ; les cellules en bordure de

l'haustorium chalazien qui ont un protoplasme plus dense ; les cellules groupées dans l'étranglement, à la base de l'albumen, qui sont seules à occuper encore le sac embryonnaire primitif ; elles ont un protoplasme plus dense, des noyaux plus volumineux et à nucléoles plus gros.

Par la suite, l'albumen suit dans son extension, en le digérant progressivement, le tégument qui se développe surtout en hauteur, de façon à remplir le péricarpe *pe* déjà très accru.

b) Haustorium chalazien. — En 236, il est déjà différencié en une cellule pourvue de deux noyaux sphériques d'un diamètre de 7μ , plus petits que ceux de l'albumen proprement dit qui atteignent un diamètre d'une dizaine de μ à ce stade. En 92, la cellule s'est agrandie ; elle renferme toujours deux noyaux et un protoplasme peu abondant.

c) Haustorium micropylaire. — Le noyau qui figure dans la cellule mère en 236 est très gros : de forme ovale, il mesure 27μ sur 15μ . En 237, deux noyaux ont été représentés dans l'unique et énorme cellule qui occupe toute la chambre micropylaire ; j'ai observé parfois, de façon assurée, quatre noyaux, mais il n'est pas certain que ce nombre soit toujours atteint. L'haustorium exerce une légère action digestive sur les parois des cellules du tégument.

3. — Embryon. — L'oospore ne s'est pas encore allongée en 236. En 239, on assiste à la formation des octants ; seules, deux des cellules quadrants sont, jusqu'alors, entrées en division ; le suspenseur est bicellulaire. En 240, ce sont des cloisons péricleines qui séparent le dermatogène.

La différenciation de la cellule supérieure du suspenseur en cellule mère de l'hypophyse est précoce ; elle s'effectue à l'aide d'une paroi horizontale et se trouve accompagnée du cloisonnement vertical, presque simultanément, de la cellule séparée inférieurement. Les divers étages du proembryon se divisent ensuite rapidement. En 211, on assiste à la séparation du périlème et du plérôme et au cloisonnement des cellules de l'étage supérieur *l*. Au niveau de l'hypophyse, les cellules filles de l'élément inférieur se divisent encore verticalement, tandis que l'élément supérieur reste uninucléé. Les articles supérieurs du suspenseur *sensu stricto* peuvent être, eux-mêmes, le siège de divisions nucléaires. En 242, les divers histogènes sont apparus et les initiales de l'écorce au sommet radicaire se sont également cloisonnées en hauteur ; tous les éléments de l'étage *l'* ont subi au moins une division transversale. Par la suite, la régu-

larité de segmentation reste très grande, comme permet de le constater la figure 243.

En définitive, le développement de la région hypophysaire est relativement précoce et rapide ; d'autre part, le suspenseur est volumineux, très long, et renferme de nombreux articles ; certains

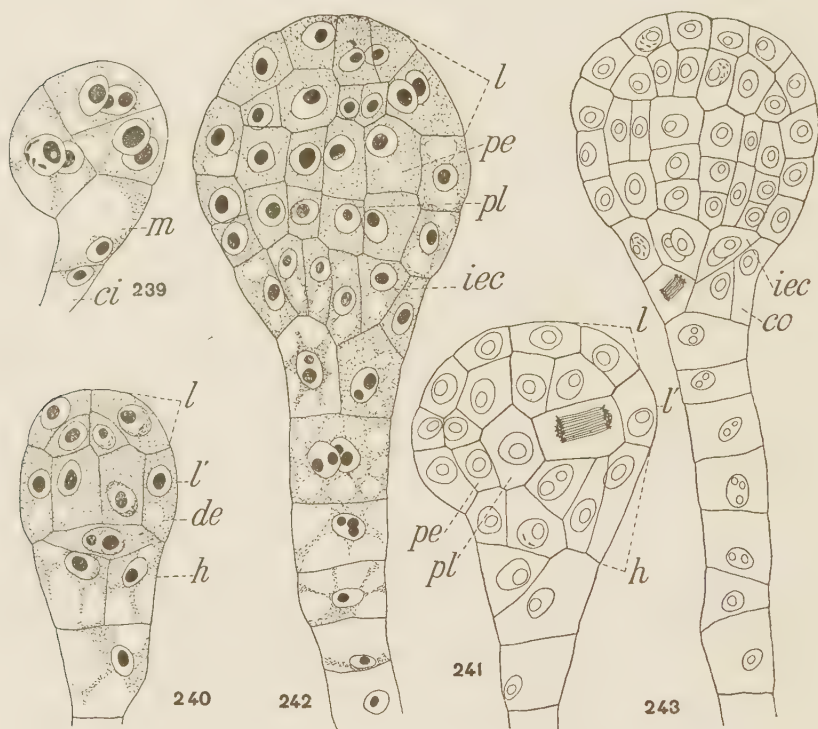


FIG. 239. — *Phlomis alpina* Pall. — FIG. 240 à 243. — *Phlomis chrysophylla* Boiss. — Embryon : en 239, formation des octants ; en 240, différenciation du dermatogène et de l'hypophyse ; en 241, cloisonnement de l'hypophyse, formation du périblème et du plérôme. G. : 610 ; 406 pour 243.

de ses étages peuvent être bicellulaires ; le protoplasme est abondant dans les cellules et les noyaux renferment deux à trois nucléoles (fig. 243) ; un tel aspect du suspenseur est très rare chez les Labiées. La forme souvent tordue du jeune sporophyte doit être attribuée à la non-simultanéité des divisions dans les blastomères, aux divers étages (fig. 239). Le globule embryonnaire accompagne l'albumen proprement dit dans son importante extension en hauteur.

Il n'est pas sans intérêt de noter que la taille de l'embryon des *Phlomis* est la plus élevée que j'aie eu à observer au cours de cette étude, le cas des *Ocimum* mis à part.

CONCLUSIONS

Dans l'alimentation de l'albumen, le rôle des suçoirs est important au début, mais celui du tégument, remarquablement développé, prend ensuite le premier plan : il semble que ce soit le tégument qui assimile les matériaux amenés par la sève et qui joue vis-à-vis de l'albumen le rôle que ce dernier tient par rapport à l'embryon.

Le développement de l'albumen est très comparable à celui du *Physostegia virginiana*, décrit par Sharp (108) et Junell (68) et à celui d'un autre représentant des *Lamiinae*, le *Notochaete hamosa*, décrit par Junell (68). L'accroissement se fait presque totalement au-dessus de la chambre chalazienne primitive, à partir d'un « lobe d'endosperme », par digestion progressive des tissus du tégument ovulaire. Un étranglement réunit l'haustorium micropylaire, très volumineux, au reste de l'albumen ; cet étranglement est rempli de cellules à contenu très dense. L'haustorium chalazien reste situé très près de l'autre suçoir, à la base de l'albumen.

Galeopsis Tetrakit L.

Galeopsis pyrenaica Bartl.

Une étude très complète de l'albumen a été effectuée par K. Schnarf (98) chez les *G. Tetrakit*, *pubescens*, *speciosa*, *bifida*, *Ladanum* et *angustifolia*. Auparavant, Schacht (94) et Tulasne (141) avaient donné quelques renseignements sur le développement de l'albumen des *Galeopsis*. Guignard, en 1893, avait étudié la graine adulte des *G. Tetrakit*, *Ladanum* et *angustifolia* (51) et Wagner (150), en 1914, le péricarpe des *G. Tetrakit* et *pyrenaica*.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Déjà au moment de la fécondation, le tégument ovulaire forme un lobe très net au-dessus du niveau de la chalaze (fig. 244 à gauche) ; ce lobe s'accroît ensuite de façon notable (fig. 244 à droite) ; en 248, il est devenu volumineux, mais l'albumen commence à le digérer activement à sa base ; en

249, le lobe a atteint le péricarpe, mais l'albumen a digéré une grande partie de ses cellules.

La surface externe de l'ovule porte des poils sécréteurs.

Il n'y a pas d'hypostase, mais l'extrémité chalazienne du sac

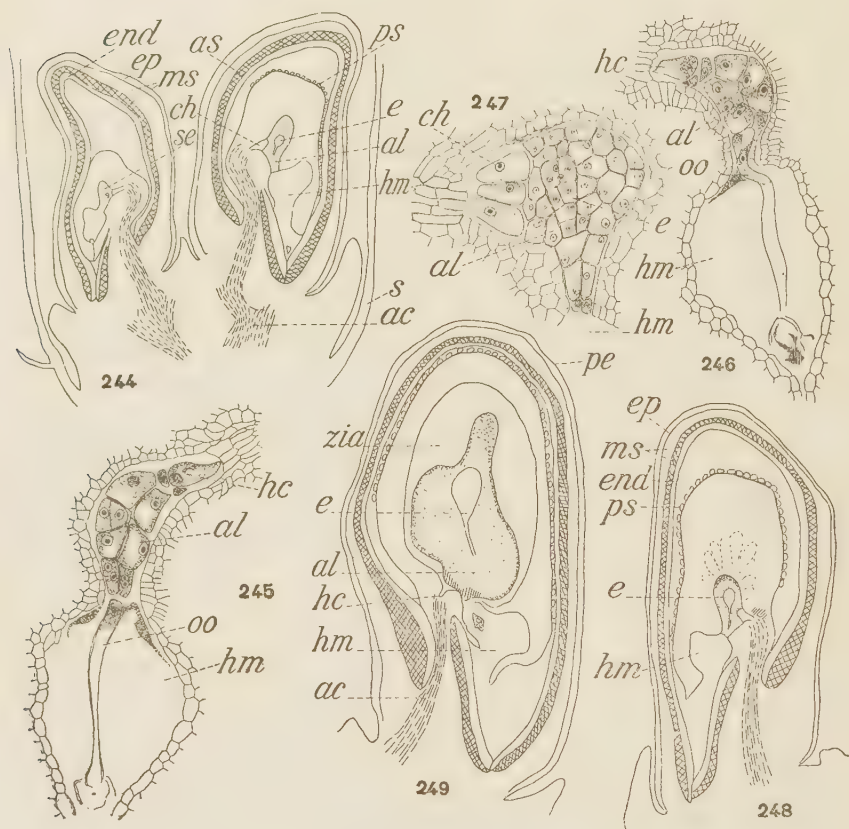


FIG. 244, 248 et 249. — *Galeopsis pyrenaica* Bartl. — FIG. 245, 246 et 247. — *Galeopsis Tetrahit* L. — Albumen : en 244, 248 et 249, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 245 et 246, coupes d'albumens ; en 247, chambre chalazienne d'un albumen. G. : 39 pour 244, 248 et 249 ; 203 pour 245, 246 et 247.

est en relation avec des cellules allongées à parois minces, très peu colorables, qui font suite aux éléments conducteurs de sève ; aux stades âgés, on note une tendance à la lignification des cellules de la région chalazienne.

Le tégument est rompu dans la région du micropyle par le fonctionnement de l'haustorium micropylaire (fig. 244) ; nous re-

viendrons sur ce fait lors de l'étude du contenu du sac embryonnaire.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est formé, au moment de la fécondation, de deux chambres de tailles inégales. La chambre micropylaire est la plus vaste ; la chambre chalazienne, plus petite, est déjà proéminente en direction du lobe tégumentaire supérieur (fig. 244 à gauche). La portion inférieure du sac s'accroît lentement et finit par communiquer avec la cavité du fruit.

A partir d'un certain moment, la chambre supérieure s'accroît moins rapidement que l'albumen, qui écrase le tégument situé à son sommet (fig. 247) ; par la suite, l'albumen digère à distance les parois ovulaires (fig. 248) et crée une grande cavité qu'il remplit peu à peu (fig. 249). Les deux chambres sont réunies longtemps par une sorte d'étranglement très accentué.

a) Albumen. — On retrouve les trois parties fondamentales de l'albumen chez les Labiées : l'haustorium chalazien, l'albumen proprement dit et l'haustorium micropylaire.

Le développement de l'albumen des *Galeopsis* se rapproche beaucoup du type *Brunella* ; il en diffère seulement par un retard dans la division nucléaire de la cellule chalazienne dont le rôle, par ailleurs, reste toujours effacé. Ce dernier fait n'est pas rare chez les autres Labiées, comme le fait remarquer Junell (68) et il existe de nombreux cas intermédiaires entre les albumens des *Galeopsis* et ceux des *Brunella*, que l'on peut ainsi ramener à un seul type.

1. — Albumen proprement dit. — Il est logé primitivement dans la chambre chalazienne. En 245 et 246, il n'existe encore que peu de cellules et les cloisonnements ont surtout été transversaux ; les cellules renferment, en général, un protoplasme abondant et une grande vacuole ; elles sont de taille plus réduite dans la partie amincie du sac qui réunit la chambre supérieure à la chambre inférieure. En 247, l'albumen se développe surtout face à la chalaze et commence à s'accroître vers le haut en s'attaquant à l'enveloppe du sac ; on en trouve la preuve dans la présence de débris des parois cellulaires du tégument, au sommet de l'albumen, dans la chambre chalazienne. Les cellules placées dans l'étranglement du sac sont demeurées petites ; celles qui occupent l'extrémité chalazienne de la chambre supérieure sont au contraire fort développées : elles prennent une forme conique et leur protoplasme abondant ren-

ferme une ou deux grandes vacuoles ; les noyaux atteignent le diamètre de $6\ \mu$ contre un diamètre de $4\ \mu$ pour les autres noyaux de l'albumen. Schnarf indique que l'ensemble de ces éléments délimite une sorte de canal central qui va de l'albumen proprement dit à la bordure chalazienne du sac. A l'époque dont il est question, l'haustorium chalazien n'est plus identifiable. C'est à des stades voisins de celui qui est figuré en 247 que l'extension des tissus de l'ovule entre la chalaze et la chambre micropylaire atteint un maximum ; par la suite, on assiste à une digestion intense du tégument ovulaire situé au sommet de l'albumen et l'élongation de ce dernier tissu s'effectue en hauteur par rapport à la chalaze (fig. 248). Les grandes cellules qui délimitent un canal dans la région chalazienne de l'albumen sont toujours en pleine activité et, à leur niveau, les autres cellules de l'albumen sont volumineuses, leur contenu présente de vastes hydroleucites et fixe fortement les colorants. En bordure de l'haustorium micropylaire, les éléments de l'albumen ont un protoplasme également chromatophile. En 249, l'activité digestive de l'albumen s'est exercée si activement qu'une vaste cavité s'est formée dans le lobe ovulaire dont il ne reste plus que quelques assises ; l'albumen forme lui-même, au-dessus de l'embryon, un lobe où les cellules sont toutes très colorables ; de plus, sur tout le pourtour de l'albumen, les cellules épidermiques ont un protoplasme plus dense et de plus gros noyaux. Au contact de l'appareil cellulaire différencié vers la chalaze et en bordure de l'haustorium micropylaire, les cellules de l'albumen ont encore un contenu protoplasmique riche et très colorable. Aux stades ultérieurs, l'albumen finit par occuper la majeure partie de la cavité du péricarpe.

Dans la graine adulte, l'embryon laisse subsister, d'après Guignard (51), une notable proportion d'albumen.

b) *Haustorium chalazien*. — La cellule isolée vers la chalaze, lors du premier cloisonnement d'albumen, est assimilable à une cellule haustoriale, par son emplacement, le nombre de ses noyaux et son caractère éphémère ; elle dure moins que les haustoriums habituels et ne semble jouer qu'un rôle tout à fait effacé. Les noyaux figurés en 245 et 246 sont en pleine dégénérescence à des stades, cependant très jeunes, du développement de l'albumen.

c) *Haustorium micropylaire*. — Il occupe la chambre micropylaire ; il est formé par la fusion de deux cellules et il est binucléé. Tant que l'oospore n'a pas pénétré dans l'albumen proprement dit, les noyaux restent situés au sommet de la cellule, au voisinage de

donnent quatre quadrants q , la cellule intermédiaire, deux éléments juxtaposés, la cellule inférieure, deux éléments superposés n et n' ; la division n'intervient pas avec symétrie et l'on trouve toutes les formes possibles avant d'aboutir à l'embryon octocellulaire (fig. 252 à 254) ; on observera aussi des dispositions symétriques (fig. 257) et dissymétriques (fig. 256), selon l'insertion primitive de la cloison limite des cellules m et n .

L'embryon à seize cellules est obtenu théoriquement par bipartition de chacun des éléments du proembryon octocellulaire. Il est figuré en 260 : dans les cellules quadrants q , des cloisons joignent la paroi périphérique à la paroi horizontale qui sépare les étages q et m , en un point généralement situé assez près de l'axe. Ce sont les homologues des éléments α et β , que l'on observe chez le *Senecio vulgaris*, l'*Urtica pilulifera* et le *Lamium purpureum*. Dans ce proembryon à seize cellules, l'étage supérieur q fournira la partie cotylée, l'étage m l'axe hypocotylé tout entier ou seulement sa partie supérieure, l'étage n parfois la partie inférieure de l'axe et toujours les initiales de l'écorce ; l'étage o donnera la partie centrale de la coiffe ; les autres cellules issues de p produiront un suspenseur filamenteux.

La suite du développement est très comparable à ce qui a été décrit par R. Souèges chez les *Lamium*. Le dermatogène apparaît dans la région cotylée, par cloisonnement tangentiel des éléments α et β (fig. 262 et 263). Les figures 270 à 273 font assister à l'apparition des protubérances cotylédonaires.

L'étage m comprend quatre cellules circumaxiales, dans le proembryon à seize cellules ; les cloisonnements apparaissent souvent de façon irrégulière ; ils donnent directement naissance, soit au dermatogène par cloisonnement longitudinal, soit à deux étages de cellules ; les limites de séparation des étages ne sont pas toujours horizontales, ce qui rend assez pénible l'observation des divers processus de division ; il est à peu près impossible de déterminer avec exactitude les limites des deux étages m et n .

Dans le proembryon à seize cellules, l'étage n n'est généralement pas encore divisé et n'est encore que bicellulaire en 268, alors que le dermatogène s'est différencié sur tout le pourtour des étages q et m , mais les cloisonnements se produisent rapidement par la suite. Dans les cas les plus réguliers, on observe, à un certain moment, quatre cellules circumaxiales dont le cloisonnement est vertical, généralement tangentiel ; les éléments les plus extérieurs se disposent dans le prolongement du dermatogène, les autres élé-

ments contribuent à la formation de l'hypocotyle et des initiales de l'écorce au sommet radicaire. Dans les stades plus âgés, l'aspect de l'embryon devient tout à fait régulier (fig. 271), l'équilibre s'étant rétabli entre les diverses régions.

L'étage *o* est formé d'un seul élément, dans l'embryon à seize cellules (fig. 260). Il se segmente par deux cloisons perpendiculaires

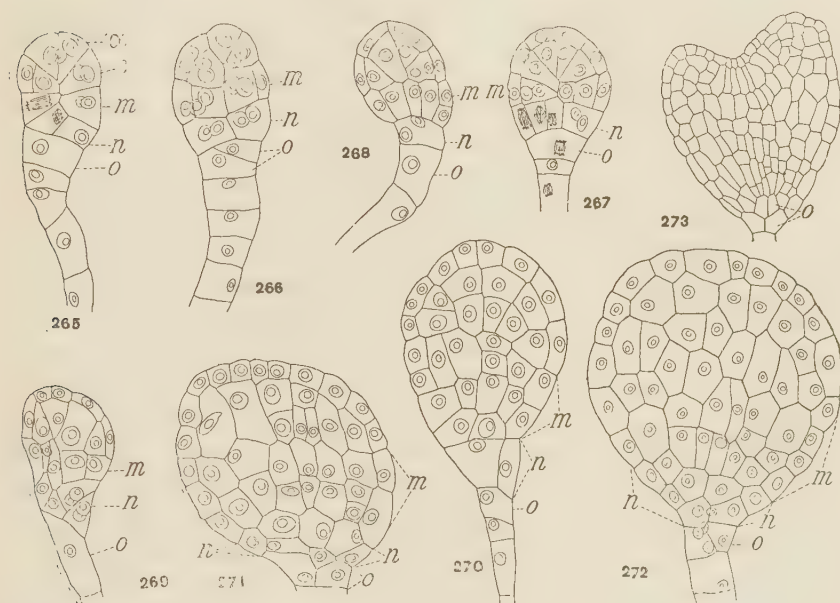


FIG. 265 à 273. — *Galeopsis Tetrahit* L. — Embryon (suite) : mêmes lettres que pour les figures 250 à 264. G. : 460 ; 195 pour 273.

entre elles, puis chacune des cellules se divise longitudinalement ensuite transversalement. Le groupe supérieur des quatre nouveaux éléments représente les premières cellules de l'assise calyptrogène. Plus tard, les cellules inférieures donneront l'assise périphérique de la coiffe.

Quant à l'étage *p*, il est déjà formé de trois éléments, dans l'embryon à seize cellules ; il se segmente transversalement par la suite et donne un suspenseur allongé.

En résumé, le développement de l'embryon est analogue, dans ses grandes lignes, à celui qui a été décrit par R. Souèges à propos du *Lamium purpureum* (122 et 125). Il se rapproche également de celui de l'embryon du *Senecio vulgaris* (118 et 119). Les seules

différences notables avec les *Lamium* résident dans le retard apporté à la division de la cellule *n*, dans une régularité moins grande dans les cloisonnements.

CONCLUSIONS

Le développement de l'albumen est très voisin de celui qui vient d'être décrit chez les *Phlomis*. L'albumen se développe presque totalement au-dessus du niveau de la chalaze, grâce à l'extension préalable du tégument ovulaire : ce dernier forme un lobe important qui sera digéré par l'albumen en croissance. Ce phénomène digestif mérite d'attirer l'attention : alors que, chez les *Phlomis*, la disparition du tégument se produisait au contact de l'albumen, et nullement en profondeur, ici, l'albumen exerce son pouvoir à distance et l'aspect actif des cellules situées à son sommet permet de supposer que ces dernières sécrètent des ferments solubles, diffusibles dans le tégument. L'haustorium chalazien n'exerce aucune activité et ne dure pas : il est remplacé dans ses fonctions par un groupe de cellules d'albumen qui prennent le caractère haustorial et, en particulier, disparaissent avant la maturation complète de l'albumen. L'haustorium micropylaire exerce sur le tégument une action digestive intense qui aboutit à sa disparition partielle. En résumé, comme chez les *Phlomis*, le tégument semble jouer vis-à-vis de l'albumen le même rôle que l'albumen vis-à-vis de l'embryon.

Si les albumens sont très voisins de ceux des autres *Lamiinae*, il n'en est pas de même pour les embryons. R. Souèges a déjà établi, pour l'embryon des Labiées, l'existence de deux types de développement fort différents, l'un obéissant aux lois qui régissent les Scrofulariacées, l'autre à celles qui président au développement de l'embryon chez les Composées. Les *Galeopsis* répondent au second type. Les deux seuls exemples connus de ce deuxième type figurent parmi les *Stachyoideae Lamiinae* : ce sont les genres *Lamium* et *Galeopsis*. Il n'est pas sans intérêt de constater que les embryons des *Leonorus*, des *Ballota* et des *Phlomis*, genres très voisins des deux précédents et appartenant à la même sous-tribu, se développent selon le type *Mentha*. Il serait désirable, à ce sujet, de faire porter les recherches sur les embryons d'un nombre encore plus grand de *Lamiinae*.

Lamium purpureum L.

Lamium album L.

De nombreux travaux, relatifs à l'albumen des *Lamium*, se placent entre ceux de Tulasne (141), publiés en 1865 sur le *L. purpureum* L., le *L. amplexicaule* L. et le *L. album* L., et les observations précises de K. Schnarf (98), parues en 1917, sur les *L. luteum*, *album* et *maculatum*. Si l'on excepte l'étude de Billings (13) sur le *L. amplexicaule* L. qui date de 1909, les recherches de Hofmeister (61), en 1858, sur le *L. purpureum* L., de J. Chatin (27) en 1874, sur les *L. purpureum*, *maculatum* et *garganicum* n'ont plus qu'un intérêt historique. La formation du sac embryonnaire a été plus spécialement étudiée par Warming (151) et Jönsson (66) en 1879, par Guignard (51) en 1893 et par Gorzynski (47) en 1929 ; Strasburger (138) et Soltwedel (113) ont également effectué des travaux d'embryologie sur les *Lamium* ; des indications sur le tégument ont été fournies par Rupert (90) ; enfin, S. Wagner (150) s'est attaché à l'étude du péricarpe du *L. album* L. et du *L. maculatum* L. Les travaux de R. Souèges (122 et 125) sur l'embryon des *Lamium* ont jeté un jour tout nouveau, non seulement sur l'histoire de ce genre, mais aussi sur celle de toutes les Labiées, en posant la question de l'origine polyphylétique de la famille.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est très comparable, dans les ovules non fécondés, à celui des *Galeopsis* ; il est développé de façon particulière face à la chalaze et au-dessus du sac embryonnaire ; le lobe tégumentaire existe déjà avant fécondation. Par la suite, l'accroissement du tégument s'effectue à peu près uniquement en largeur d'une part, et au-dessus du niveau de la chalaze d'autre part. Le tégument est digéré peu à peu par l'albumen ; il ne se crée pas une cavité comme chez les *Galeopsis*, mais, avant d'être détruites, les cellules, sur une profondeur notable, sont vidées de leur contenu et leurs parois se gonflent.

L'ovule porte un trichome à la surface externe.

B. — Le sac embryonnaire. — Il présente deux chambres de tailles un peu inégales dans l'ovule non fécondé. La chambre chazazienne est plus petite ; sa paroi opposée au raphé est fortement convexe et le sommet de cette convexité est situé dans l'ovule à un niveau plus haut que la chalaze. Les volumes des deux chambres s'égalisent après fécondation, jusqu'à un stade assez avancé du développement de l'albumen. Le moment où l'albumen commence à digérer le tégument situé au-dessus de lui est celui où la chambre

micropylaire atteint environ son volume maximum (fig. 280). Dans les ovules assez âgés, la chambre est écrasée par l'albumen proprement dit. En raison du mode de retournement de l'ovule sur le funicule, elle est limitrophe de la région du raphé, ce qui peut avoir une grande importance au point de vue physiologique.

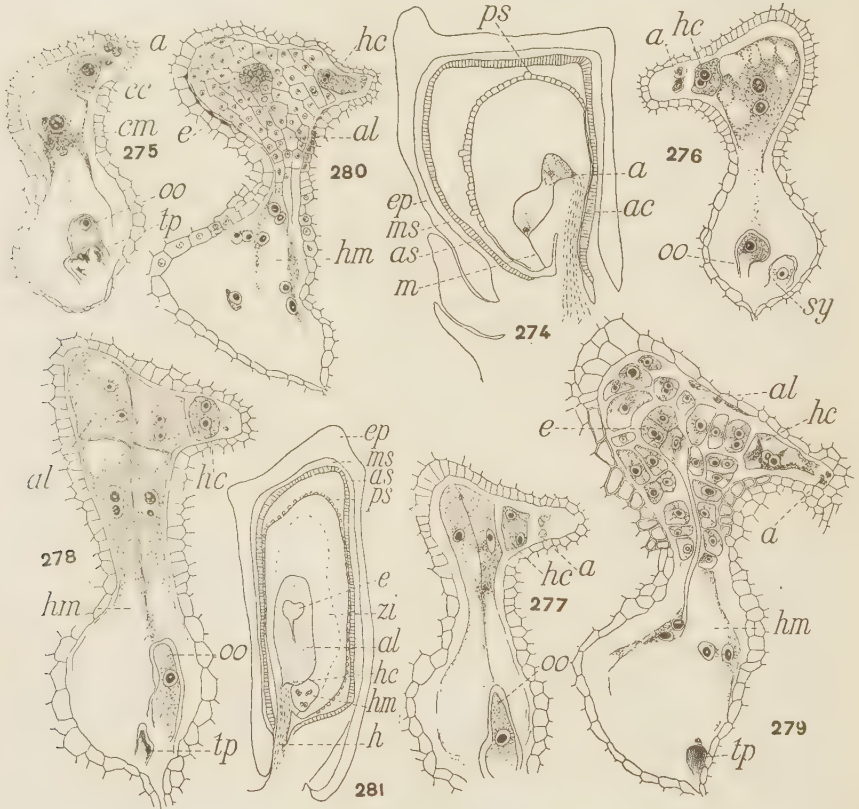


FIG. 274 à 279 et fig. 281. — *Lamium purpureum* L. — FIG. 280. — *Lamium album* L. — Albumen : en 274, coupe schématique longitudinale d'un carpelle ; de 275 à 279 et en 281, divers stades de la maturation de l'albumen. G. : 20 pour 281 ; 46 pour 274 ; 176 pour 280 ; 260 de 275 à 279.

1. — Antipodes. — Elles sont très nettes en 275, alors que l'albumen est bicellulaire ; quand l'albumen est tétracellulaire, ces cellules tendent à disparaître (fig. 276 et 277) ; en 278, pour un albumen heptacellulaire, seules leurs traces sont identifiables ; par contre, elles existent encore en 279, à un stade embryonnaire beaucoup plus âgé.

2. — Synergides. — Elles ne subsistent généralement pas à la fécondation de l'ovule ; cependant, en 276, on distingue encore une de ces cellules.

3. — Albumen. — Après la première division, il comprend deux cellules superposées ; la cellule chalazienne figurée en 275 est petite, terminée en pointe vers la chalaze ; la cellule inférieure s'ouvre librement sur la chambre micropylaire, mais le noyau est situé, ainsi que la majeure partie du protoplasme, dans la chambre chalazienne ; le protoplasme est dense, les noyaux sont gros (10 μ de diamètre), les nucléoles sont volumineux. Quand son noyau se divise, la cellule chalazienne ne se cloisonne pas et reste binucléée, par contre, l'autre cellule donne naissance à deux éléments séparés par une paroi longitudinale, parallèle au plan de symétrie du sac ; cette paroi n'est pas visible en 276, par contre, on la distingue dans la coupe oblique figurée en 277 ; si on ne voit pas son aboutissement à la cellule chalazienne, c'est qu'une grande partie de cet article est dissimulée par les deux autres cellules vues presque de face. En 278, par suite de l'obliquité de la coupe, le sac est vu presque perpendiculairement à son plan de symétrie ; on vérifie ainsi que les deux cellules juxtaposées se sont partagées transversalement et que les cellules filles supérieures se sont elles-mêmes divisées de façon longitudinale. Les quatre cellules de l'étage moyen correspondent à l'albumen proprement dit, la cellule chalazienne, binucléée, est une cellule haustoriale et les deux cellules ouvertes librement sur la chambre inférieure sont les deux cellules mères de l'haustorium micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — Il est formé de quatre cellules quadrants en 278 ; les noyaux sont petits, le protoplasme dense. En 279, l'albumen s'est développé en largeur et en hauteur. Au dessous du niveau de la chalaze, figure un nombre restreint de cellules dans l'étranglement qui réunit les deux chambres ; les noyaux sont peu importants (3 à 4 μ de diamètre) ; face à la chalaze et au-dessus de son niveau, les cellules se divisent activement, elles sont plus grandes et les noyaux sont volumineux en proportion (6 μ de diamètre parfois). Déjà, l'albumen exerce une pression sur le tégument situé au-dessus de lui et écrase les cellules qui bordent la chambre chalazienne. En 280, l'albumen figuré appartient au *Lamium album*, mais les caractères sont très voisins de ceux du *L. purpureum* étudié jusqu'ici et les résultats observés sont tout à fait comparables ; l'albumen continue à exercer une

forte pression sur le tégument situé face à la chalaze, car la chambre chalazienne ne s'accroît plus ; elle se trouve finalement brisée par l'albumen en voie de développement. Aucune partie de l'albumen proprement dit ne présente un aspect différencié ; cela est vrai même pour les cellules qui bordent les deux haustoriums. Par la suite, l'extension de l'albumen s'accomplit en hauteur aux dépens du tégument qui s'est accru de façon considérable au-dessus du niveau de la chalaze et provoque une zone d'influence digestive dans le tégument (fig. 281).

b) *Haustrorium chalazien*. — Il est déjà uniceillaire et binucléé en 276 et 277, dans l'albumen tricellulaire ; rien dans l'aspect du protoplasme et des noyaux ne permet de lui supposer une activité spéciale quelconque. En 278, dans un albumen à huit noyaux, l'haustorium chalazien est encore très peu développé. En 279, les noyaux ont un diamètre de 6μ , sensiblement égal à celui des noyaux d'albumen proprement dit, mais la cellule est plus allongée et le protoplasme est plus dense. En 280, la cellule présente à peu près les mêmes caractères.

Quand l'albumen commence à se développer fortement aux dépens de la partie supérieure du tégument ovulaire, l'haustorium cesse de fonctionner et disparaît.

Par suite de l'allongement de l'albumen en hauteur et du faible accroissement des tissus compris entre la chalaze et la chambre micropylaire, les deux suçoirs chalazien et micropylaire paraissent situés sensiblement au même niveau dans les ovules âgés (fig. 281).

c) *Haustrorium micropylaire*. — Il est issu de la fusion, dans la chambre micropylaire, de deux cellules homologues de celles qui sont figurées en 278 et qui sont munies de noyaux allongés. En 279, la fusion est réalisée ; les deux noyaux primitifs en ont donné quatre qui se trouvent répartis dans la cellule par groupes de deux ; il est intéressant de remarquer, au point de vue de la spécialisation possible de ces noyaux dans un rôle déterminé, leurs différences de volume et la grosseur variable des nucléoles selon le groupe envisagé. En 280, le nombre des noyaux atteint huit (nombre maximum observé), leur volume est devenu sensiblement égal, leur aspect uniforme et leur diamètre atteint une dizaine de μ .

L'haustorium est encore parfaitement identifiable avec ses noyaux intacts à des stades déjà très âgés du développement embryonnaire (fig. 281).

4. — *Embryon*. — L'oospore commence à s'allonger dès les

premières divisions de l'albumen (fig. 276). L'embryon est toujours volumineux par rapport à l'albumen dont il accompagne l'extrémité en voie de croissance ; dans la graine adulte, il finit par occuper presque toute la cavité que lui offre le péricarpe, après avoir digéré la plus grande partie de l'albumen.

R. Souèges a montré que les processus des segmentations et les destinées des éléments de la tétrade du *L. pupureum* sont comparables, à quelques différences près, à ceux qu'il a exposés au sujet de l'*Urtica pilulifera* (120 et 121) et des Composés (116 à 119). Or en règle générale, les Labiées se développent selon le type des Crucifères, ce qui confirme les étroites affinités qu'on leur attribue avec les Scrofulariacées. Le cas des *Lamium*, auquel il convient d'ajouter celui des *Galeopsis*, qui vient d'être étudié, fait douter de l'unité d'origine des espèces, dont les caractères morphologiques externes sont cependant si homogènes.

CONCLUSIONS

Van Tieghem (145) prend les *Lamium* comme exemples des Labiées chez lesquelles l'albumen est arrêté dans sa croissance par la cupule lignifiée de l'hypostase. Par suite, peut-être, de cet arrêt, « le prothalle femelle et, plus tard, l'albumen qui remplit le trophime, écrit-il, ont donné un suçoir latéral et le renflement supérieur et unilatéral du tégument fournit à ce suçoir un tissu nutritif ». A vrai dire, la lignification des cellules qui bordent l'extrémité chalazienne du sac ne se produit qu'assez tardivement et, de plus, les nombreux exemples étudiés chez les Labiées laissent à penser que l'existence d'une hypostase lignifiée ne suffit pas à expliquer l'arrêt de la croissance de l'albumen. Cependant, comme le remarque Van Tieghem, la chalaze, au lieu d'être terminale ou latérale, comme chez nombre de Labiées, est finalement placée au bas de l'albumen, comme c'est le cas des autres *Lamiinae*, et c'est à ce sujet que j'ai adopté l'hypothèse du rôle important joué par les lobes tégumentaires situés au-dessus du niveau des chalazes. Il ne faut pas négliger pour cela l'intervention du suçoir chalazien lors des premiers cloisonnements de l'albumen et surtout, par la suite, celle de l'haustorium micropylaire favorablement placé par rapport au raphé.

Le développement de l'embryon s'effectue de façon très précoce et les processus de sa segmentation appartiennent au type des Composées, comme chez les *Galeopsis*, genre très voisin de la même sous-tribu.

Leonorus Cardiaca L.

La première étude embryologique sur le *Leonorus Cardiaca* L. remonte à 1855 : dès cette époque, Tulasne (141) indique que cette espèce se rapproche tout à fait des *Lamium* par la forme du sac embryonnaire dont les deux « poches » sont, pendant quelque temps, d'égal volume et réunies par un « isthme » court et fort étroit. Guignard (51) décrit, à son tour, la transformation de l'ovule en graine et représente les principaux stades du développement ; il ne mentionne pas, toutefois, l'existence de l'haustorium chalazien. En 1909, Billings (13) étudie l'albumen et lui trouve un point de ressemblance avec celui du *Physostegia*, quant à la proximité du canal des antipodes et de l'haustorium micropylaire (voir Sharp (108) et Junell (68) sur le *Physostegia*). Enfin, quelques stades du développement de l'albumen sont indiqués par Junell (68), en 1937. La structure du péricarpe a été établie par Wagner (150), en 1914.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument ovulaire se développe surtout au-dessus du niveau de la chalaze ; le lobe allongé ainsi formé est digéré progressivement par l'albumen.

La surface externe de l'ovule porte de nombreux poils sécréteurs.

B. — Le sac embryonnaire. — Au moment de la fécondation, le sac embryonnaire comprend une chambre chalazienne très étroite et très courte et une chambre micropylaire volumineuse, de forme ovale ; il faut s'adresser aux *Phlomis* et aux *Marrubieae* pour retrouver une telle inégalité de taille entre les deux chambres. Quand l'albumen proprement dit se développe, son volume devient rapidement aussi grand que celui de la chambre micropylaire, dont les dimensions restent sensiblement stationnaires (fig. 285). A des stades plus âgés, l'albumen, considérablement développé au-dessus du niveau de la chalaze, surplombe une chambre micropylaire très affaissée (fig. 286).

1. — Antipodes. — Les traces des antipodes subsistent après fécondation, en 283.

2. — Albumen. — En 283, l'albumen comprend les trois étages, fondamentaux chez les Labiées, inclus dans la chambre chalazienne. D'après le volume des noyaux, le nombre de leurs nucléoles et la disposition des parois cellulaires transversales, il est très probable que les deux étages inférieurs résultent de la division transversale

de deux cellules séparées par une cloison longitudinale ; ainsi, la première cloison de l'albumen aurait isolé une cellule chalazienne devenue binucléée et une cellule inférieure qui aurait subi une division longitudinale, à la suite de quoi, les deux cellules filles se seraient segmentées transversalement (type *Brunella*). En tout cas, l'étage inférieur est différencié déjà en haustorium chalazien, l'étage moyen donnera l'albumen proprement dit, l'étage inférieur, ouvert sur la chambre micropylaire, est l'origine du second haustorium.

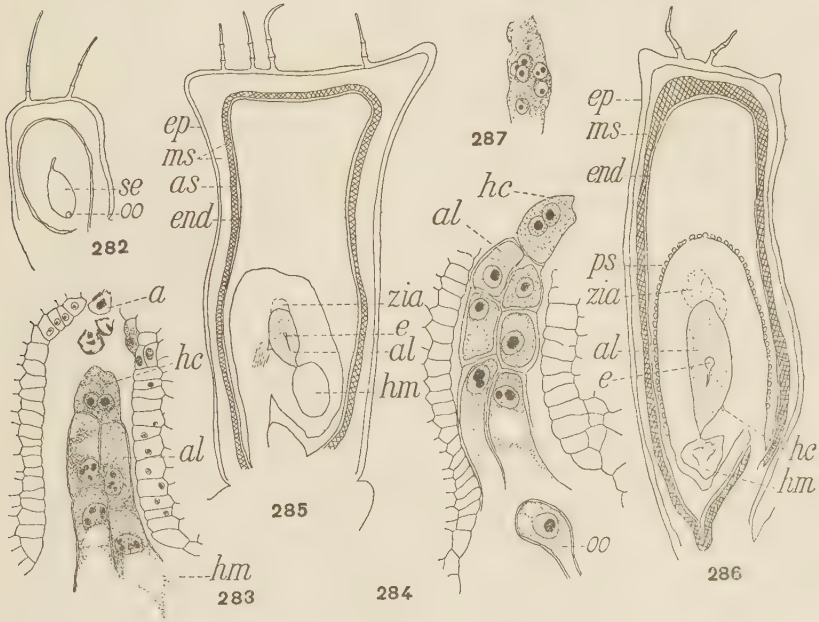


FIG. 282 à 287. — *Leonorus Cardiaca* L. — Albumen : en 282, 285 et 286, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 283 et 284, premières segmentations de l'albumen ; en 287, quelques noyaux de l'haustorium micropylaire. G. : 40 pour 282, 285 et 286 ; 200 pour 287 ; 610 pour 283 et 284.

a) Albumen proprement dit. — Il comprend deux cellules juxtaposées en 283, deux étages superposés de deux cellules en 284. Son accroissement ultérieur s'effectue d'abord au-dessous du niveau de la chalaze et face à la chalaze, puis en direction du sommet de l'ovule par digestion des tissus du lobe tégumentaire (fig. 285).

D'après Guignard, le *Leonorus Cardiaca* représente la forme typique des Labiées non exalbuminées.

b) Haustorium chalazien. — Il est unicellulaire et binucléé ; insignifiant en 283 et 284, il reste peu volumineux jusqu'à sa rapide

disparition. Il n'accompagne guère l'albumen dans sa croissance en hauteur et se trouve rapidement situé en position latérale par rapport à ce dernier.

c) Haustorium micropylaire. — Il résulte de la fusion, dans la chambre micropylaire, des deux cellules de l'étage inférieur, figurées en 283 et 284 ; il atteint le maximum de son développe-

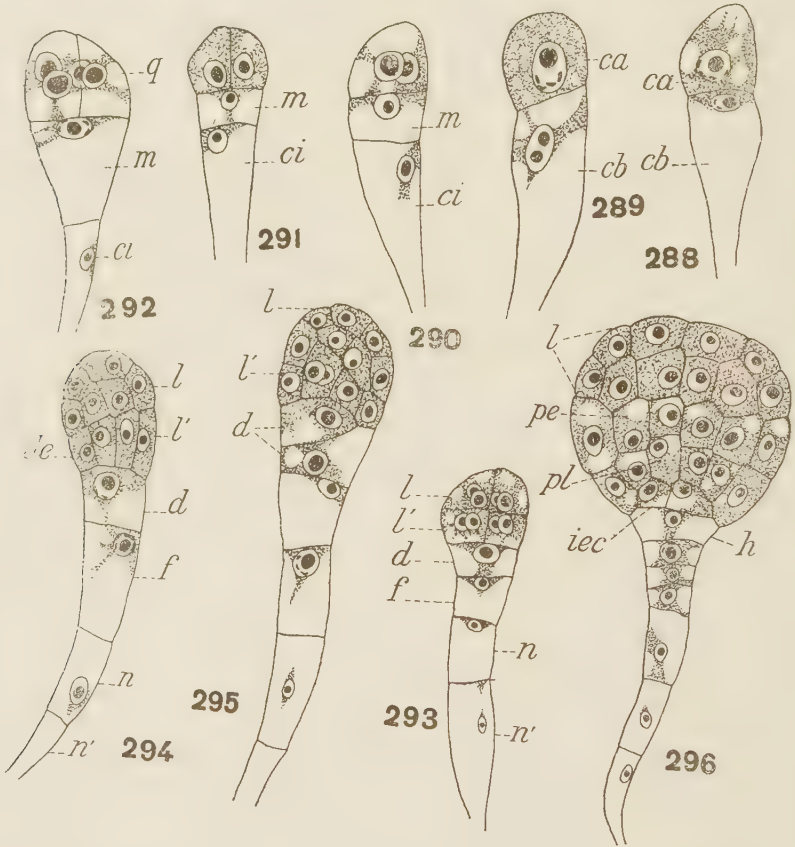


Fig. 288 à 296. — *Leonorus Cardiac* L. — Embryon : en 290 et 291, tétrade ; en 292, quadrants ; en 293, octants ; en 294, formation du dermatogène ; en 295, différenciation hypophysaire. G. : 915.

ment au stade représenté en 285 qui correspond à celui des octants pour le sporophyte ; il renferme une dizaine de noyaux de $9\ \mu$ de diamètre environ, d'aspect assez quelconque du reste (fig. 287) ; Guignard en a figuré six. Billings en indique de quatre à six ; Junell considère huit noyaux comme le nombre normal, mais il en a compté jusqu'à seize. De ces diverses observations, on peut

déduire qu'il s'agit d'un chiffre variable avec l'âge et qui n'est pas nettement défini ; cela est dû au pouvoir de fragmentation de tous ces noyaux et à la durée souvent éphémère de leur existence.

L'haustorium micropylaire est en relation avec une portion amincie de l'albumen proprement dit comprise dans un étranglement du sac embryonnaire. Son activité décroît, puis s'arrête, quand l'albumen proprement dit s'adresse au lobe tégumentaire pour terminer son développement.

3. — Embryon. — Malgré le volume important du sac embryonnaire à traverser, l'oospore arrive assez rapidement à l'albumen proprement dit et cela, avant la différenciation de l'haustorium micropylaire, fait rare chez les Labiées.

La cellule apicale et la cellule basale de la figure 288 sont engendrées par cloisonnement transversal de l'oospore (fig. 284). La bipartition des deux blastomères amène la formation d'une tétrade régulière en T (fig. 290 et 291). Le stade des quadrants est figuré en 292, celui des octants en 293 ; le suspenseur, alors formé de quatre cellules, est très long et volumineux par rapport au globule embryonnaire très régulier, mais peu développé : cette disproportion constitue la particularité la plus intéressante du *L. Cardiacæ*. Le dermatogène, en se développant, fait apparaître une certaine dissymétrie, car son cloisonnement n'est pas également rapide sur toute la surface de l'embryon et les parois qui séparent la région cotylée de l'axe hypocotylé se situent alors sur un plan oblique (fig. 291). Le suspenseur est toujours formé de quatre articles, mais, dans l'exemple figuré, les noyaux des deux cellules filles de *m* présentent les signes d'une division prochaine.

Comme d'ordinaire, c'est la cellule supérieure *d* du suspenseur qui s'individualise comme cellule mère de l'hypophyse ; la cloison qui apparaît peut s'insérer normalement sur les parois inférieures du dermatogène, mais aussi, irrégulièrement, partie sur le dermatogène, partie sur la paroi latérale du suspenseur ; en 295, la cellule situé sous l'hypophyse s'est également divisée, si bien que le suspenseur est devenu hexacellulaire. Les stades ultérieurs offrent des processus rigoureusement normaux. Les plans de séparation des divers étages sont redevenus horizontaux au moment où la cellule supérieure de l'hypophyse se cloisonne verticalement (fig. 296) ; le suspenseur comprend alors huit cellules, à la suite de segmentations qui prennent toutes place dans les descendantes de la cellule *f*.

En résumé, le développement de l'embryon du *L. Cardiacæ* appartient au type *Mentha*. Quelques faits d'importance secondaire caractérisent cependant le jeune sporophyte : ce sont la disproportion entre les volumes du suspenseur et de l'embryon, la présence, à une certaine période, de plans de séparation fortement obliques entre les deux étages *l* et *l'*.

CONCLUSIONS

D'après Juncell (68), l'albumen proprement dit se développe, comme chez les *Physostegia* et les *Notochaete*, au-dessus du sac embryonnaire primitif. La comparaison n'est pas absolument exacte. Ces deux genres présentent, avant même les premières segmentations, ce « lobe endospermiqne », supérieur au niveau de la chalaze, où l'albumen va se développer immédiatement ; j'ai décrit le même cas chez les *Phlomis*. Chez les *Leonorus*, les premiers stades de l'albumen sont inclus dans la chambre chalazienne primitive et, avant de croître franchement au-dessus du niveau de l'ancien sac embryonnaire, l'albumen s'étend entre l'étranglement qui sépare les deux chambres et le niveau de la chalaze. Le résultat de cet état de choses est d'éloigner sensiblement l'haustorium micropylaire de l'haustorium chalazien qui est situé latéralement par rapport à l'albumen âgé, alors qu'il est basal dans le groupe *Physostegia* ; cette disposition rappelle assez bien l'albumen des *Marrubieae*.

L'albumen s'accroît rapidement aux dépens du tégument ; ce caractère avait déjà frappé Guignard qui note, de plus, l'existence d'un tissu d'albumen important, alors que le globule embryonnaire n'est encore formé que de huit cellules. En effet, l'embryon accompagne l'albumen dans son élongation, mais conserve longtemps, par rapport à ce dernier, un volume bien plus faible qu'il ne l'est chez les *Lamium* ou les *Galeopsis*.

En définitive, les rapports physiologiques du tégument et de l'albumen d'une part, de l'albumen et de l'embryon, d'autre part, sont identiques à ce qu'ils sont chez les autres *Lamiinae*.

Ballota foetida Lamk

K. Schnarf (98) a étudié l'albumen du *Ballota nigra* L. et S. Wagner (150) a établi la structure du péricarpe du *B. acetabulosa* Benth. du *B. saxatilis* Sieber., du *B. nigra* L. et du *B. rupestris* Vis.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le développement du tégument ovulaire s'effectue principalement au-dessus du niveau de la chalaze et le vaste lobe formé est digéré progressivement par l'albumen.

La figure 298 montre qu'il n'y a pas d'hypostase entre l'aboutissement des éléments conducteurs et l'extrémité chalazienne du

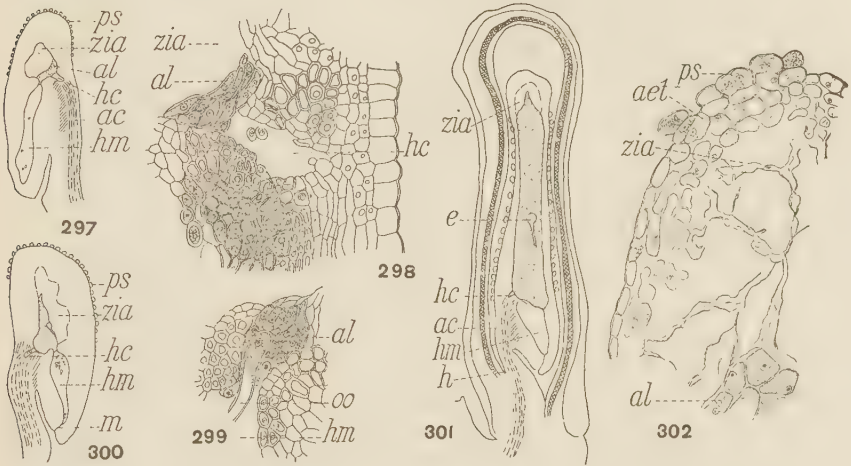


FIG. 297 à 302. — *Ballota foetida* Lamk — Albumen : en 298, région chalazienne et, en 299, partie de l'haustorium micropylaire en contact avec l'albumen proprement dit ; en 297, ovule correspondant ; coupes longitudinales d'un ovule, en 300, et d'un carpelle, en 301 ; en 302, digestion du lobe tégumentaire par l'albumen. G : 40 ; 200 pour 298, 299 et 302.

sac ; à ce niveau, le suçoir chalazien détruit quelque peu les cellules du tégument. Les éléments intérieurs du raphé, disposés en assises parallèles à l'appareil conducteur, possèdent des parois plus épaisses et un protoplasme fortement colorable.

La surface externe de l'ovule porte des poils sécréteurs.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est divisé en deux chambres de tailles très inégales dans les jeunes ovules. La chambre micropylaire est très vaste à l'origine, mais ne s'accroît plus de façon notable aux stades ultérieurs ; les parois de la chambre chalazienne sont très rapidement rompues au-dessus du niveau de la chalaze ; l'albumen exerce à distance une action digestive intense sur le lobe tégumentaire et crée une vaste cavité (*zia*) (fig. 297 et 300).

1. — Albumen. — On retrouve un haustorium chalazien, un haustorium micropylaire et l'albumen proprement dit.

a) Albumen proprement dit. — Schnarf a représenté un albumen de *B. nigra* où trois étages de cellules sont inclus dans une chambre chalazienne dont les parois sont encore intactes ; il en est de même pour les premiers stades chez le *B. foetida*, mais, rapidement, l'albumen digère le tégument situé sur toute la longueur de sa face convexe, opposée au raphé, et crée, dans le lobe supérieur de l'ovule, une vaste cavité digestive ; l'albumen n'est encore, à cette époque, qu'une simple lame de tissu constituée de cellules curieusement aplaties, à contenu dense (schéma en 297, détails en 298 et 299) ; en 299, la zone cellulaire délimitant l'étranglement qui réunit les deux chambres a résisté à l'action destructrice de l'albumen. La cavité digestive *zia* ne cesse pas de croître et se remplit peu à peu des cellules d'albumen (fig. 300). En 301, l'ovule est très comparable à celui des *Leonorus* au même stade : l'albumen s'est développé tout en hauteur, au-dessus du niveau de la chalaze, digérant sur son parcours le volumineux lobe tégumentaire (fig. 302).

D'après Guignard, l'albumen persiste en proportion notable dans la graine adulte du *Ballota foetida*.

b) Haustorium chalazien. — Il est formé d'une cellule binucléée et présente toujours une activité réduite (fig. 298).

c) Haustorium micropylaire. — Il renferme rapidement un grand nombre de noyaux dont le rôle actif est démontré par la destruction qui s'exerce sur le tégument environnant ; le nombre maximum peut être supérieur à vingt et les noyaux ont un emplacement variable selon l'âge des ovules : répartis au début le long du trajet de l'oospore, ils se massent ensuite en deux groupes aux deux extrémités du sac ; quand leur activité semble décroître, ils se rejoignent vers le centre de l'haustorium.

4. — Embryon. — L'embryon présente longtemps un volume faible par rapport à celui de l'albumen ; au début de son développement, il est situé de façon curieuse en bordure de l'albumen, le long de la cavité digestive (fig. 300). Il ne m'a pas été donné d'observer les stades du développement antérieurs à celui de l'apparition des octants. Les deux embryons figurés en 304 et 305 correspondent au stade des octants ; ils n'ont encore qu'un suspenseur tricellulaire. La différenciation du dermatogène s'effectue normalement.

Dans la cellule *d*, il apparaît une paroi horizontale qui vient s'in-

sérer généralement sur la cloison inférieure du dermatogène de l'axe hypocotylé (fig. 306 et 307) ; l'hypophyse se trouve ainsi individualisée. L'axe hypocotylé est assez développé par rapport à la région cotylée et le cloisonnement transversal du périlème et du plérôme se poursuit activement. Par contre, la division des cellules de l'étage *l* est lente (fig. 309 et 311). L'étage supérieur de

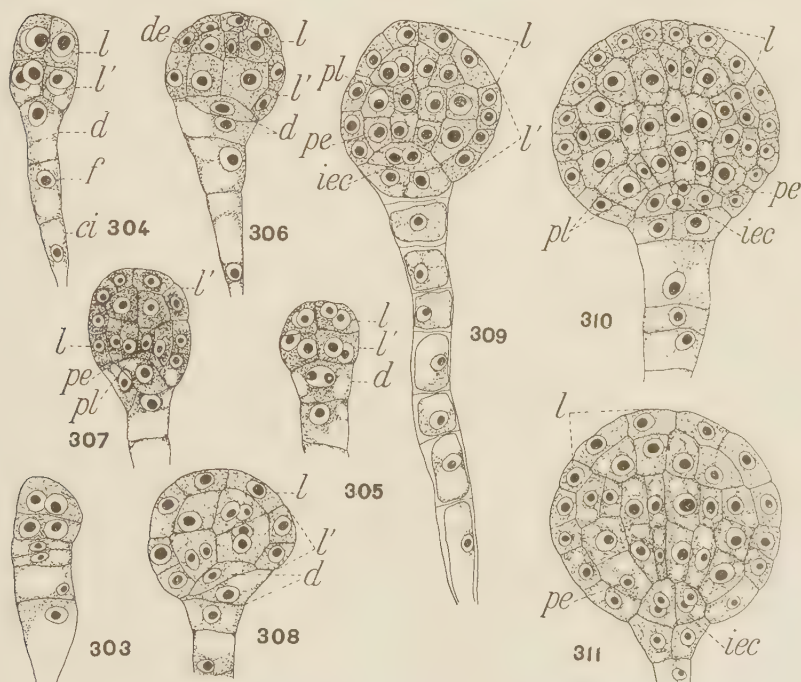


FIG. 303 à 311. — *Ballota foetida* Lamk — Embryon : en 303, embryon octocellulaire anormal ; en 304 et 305, octants ; de 306 à 309, différenciation des histogènes internes. G. : 670.

l'hypophyse se divise plus rapidement que l'étage inférieur ; il peut comprendre quatre cellules, quand l'autre n'en possède encore que deux. Le suspenseur filamenteux est très long ; il est formé finalement d'au moins neuf cellules à noyaux volumineux et à protoplasme dense (fig. 309) ; cet allongement du suspenseur ne se produit qu'après différenciation de l'hypophyse et résulte probablement de l'accélération brusque du développement en hauteur de l'albumen, à ce stade de la vie embryonnaire.

En résumé, le sporophyte du *B. foetida* s'apparente étroitement,

par les processus de sa segmentation, à celui du type *Glechoma*. Les particularités, d'ordre secondaire, résident dans le développement tardif de la région cotylédonaire et dans la rapidité des divisions de l'axe hypocotylé.

L'exemple figuré en 303 constitue une anomalie remarquable. La division des deux cellules supérieures de la tétrade en T régulière s'est effectuée transversalement et non longitudinalement * ; d'autre part, le suspenseur est constitué par quatre cellules, les deux articles supérieurs provenant d'un cloisonnement très récent. On aurait donc là un embryon octocellulaire, comparable à celui qui se rencontre normalement chez les Solanacées (*Hyoscyamus*) et qui ne s'observe jamais chez les Labiées.

CONCLUSIONS

En résumé, la transformation de l'ovule en graine s'avère assez particulière chez le *B. foetida*. Le développement de l'albumen en une couche mince, au début, son élongation rapide au-dessus du niveau de la chalaze, la position superficielle de l'embryon lors de ses premiers cloisonnements, les processus évolutifs de l'haustorium micropylaire et de ses nombreux noyaux, sont autant de points dignes d'être notés. De même que chez le *Leonorus Cardiaca*, la cellule chalazienne ne prend qu'une très faible extension ; mais, chez le *B. foetida*, les premières divisions de l'albumen, contrairement à ce qui se passe chez le *Leonorus Cardiaca*, ont lieu très rapidement en dehors du sac embryonnaire primitif et l'haustorium chalazien est situé presque à la base de l'albumen proprement dit.

Les rapports physiologiques entre les divers tissus sont apparemment les mêmes que dans les cas précédents.

Conclusions générales sur les *Lamiinae*.

Le mode du développement du tégument, d'une part, l'anatomie de l'albumen d'autre part, sont assez uniformes chez les cinq genres de *Lamiinae* étudiés, pour justifier leur groupement dans une seule sous-tribu ; appartenant au même groupe, le *Notochaete hamosa* examiné par Junell est également d'un type très voisin.

(*) Ou alors la forme dériverait d'une tétrade de la série C, caractérisée par une disposition linéaire des quatre cellules ; dans ce cas, les deux cellules supérieures proviendraient du cloisonnement transversal de la cellule apicale. Voir R. Souèges, *Embryologie et classification*, p. 51 (134).

Dans tous ces genres, le tégument pousse après fécondation une sorte de lobe au-dessus du niveau du sac embryonnaire, lobe qui atteint une très grande épaisseur et qui conditionne le développement de l'albumen et sa forme future.

L'albumen ne pousse, en effet, que très peu de temps dans les limites de la chambre chalazienne primitive ; cette dernière ne subit qu'un faible accroissement et ses parois supérieures et latérales sont bientôt comprimées et rompues par l'albumen qui occupe finalement, par des phénomènes progressifs de digestion, la totalité du lobe tégumentaire. Entre genres, les différences sont d'ordre secondaire : chez les *Phlomis* comme chez les *Notochaete*, l'albumen se développe pratiquement dès l'origine aux dépens du tégument ovulaire ; la chambre chalazienne présente déjà, avant fécondation, un « lobe endospermique » supérieur au niveau de la chalaze ; la chambre micropylaire, très grande dès l'origine, contient un haustorium binucléé ; chez les *Lamium* et les *Galeopsis*, la croissance se fait quelque temps dans le sac embryonnaire primitif, car la chambre chalazienne est assez volumineuse à l'origine ; cependant, le développement de l'albumen s'effectuera encore assez rapidement aux dépens du lobe tégumentaire ; l'haustorium micropylaire est binucléé et très actif chez les *Galeopsis*, il renferme plus de deux noyaux chez les *Lamium* ; chez les *Leonorus*, la chambre chalazienne est très petite dans l'ovule non fécondé et ne possède pas de « lobe endospermique » ; les toutes premières segmentations de l'albumen y prennent place, mais, très rapidement, des phénomènes digestifs s'exercent à partir de l'albumen sur le tégument ovulaire, au fur et à mesure de son extension en hauteur ; il en est sensiblement de même pour les *Ballota* ; dans ces deux genres, les suçoirs micropylaires renferment de nombreux noyaux.

Les lois qui régissent le développement de l'embryon diffèrent au contraire chez les *Lamiinae* et nous avons vu qu'à côté du cas des *Lamium*, déjà observé par R. Souèges, on pouvait maintenant ranger celui des *Galeopsis*. Seuls parmi les Labiées étudiées jusqu'ici, ces deux genres appartiennent au type des Composées et non au type *Capsella*.

Dans l'interprétation physiologique des faits, il est impossible de ne pas tenir compte de l'importance du tégument ovulaire dans la nutrition de l'albumen et de l'embryon ; chez les *Ajugeae*, le tégument n'est jamais très développé et l'alimentation de l'albumen se fait avant tout par l'intermédiaire des deux suçoirs, surtout du suçoir chalazien. Ici, l'haustorium chalazien perd très rapidement

son activité et l'appareil micropylaire est beaucoup plus développé ; mais, avant tout, et nous avons insisté sur ce fait, le lobe tégumentaire joue vis-à-vis de l'albumen le rôle que tient l'albumen vis-à-vis de l'embryon, c'est-à-dire un rôle de réserve.

Les *Lamiinae* se rapprochent des *Melittinae* et particulièrement des *Physostegia* ; elles présentent également des liens étroits de parenté avec les *Marrubieae*, par les *Leonorus* et les *Ballota*.

Stachyoideae Salviae.

Salvia pratensis L.

Salvia Sclarea L.

La formation de la graine des *Salvia* a suscité déjà nombre d'observations. Les travaux les plus récents et les plus importants sur l'albumen ont été effectués par F. Billings (1909), chez les *S. lanceolata* et *azurea* (13), par K. Schnarf (1917), chez les *S. pratensis* et *glutinosa* (98), par E. M. Carlson et B. E. Stuart (1936), chez les *S. splendens*, *Greggii*, *leucantha*, *mellifera*, *apiana* et *Columbariae* (25), enfin par S. Junell (1937), chez les *S. Horminum* et *tiliifolia* (68). Les travaux plus anciens sur le développement de l'albumen ne conservent qu'un intérêt purement historique : c'est le cas de ceux de Schleiden (96), sur le *S. bicolor*, de Schacht (1850) (94), de J. Chatin (1874), sur les *S. lantanaefolia*, *Sclarea* et *pratensis* (27), de J. Vesque (1879), sur le *S. pratensis* (148) ; enfin, Strasburger (138) et Jönsson (66) traitent seulement de l'origine du sac embryonnaire à partir de la tétrade, tandis que Guignard (50) et d'Hubert (63) ont étudié, le premier le *S. pratensis*, le second le *S. splendens*, mais sans s'attacher au développement du sac embryonnaire après la fécondation.

S. Wagner (150), de son côté, a mis en lumière la structure du péricarpe d'un grand nombre de Sauges et, pour mémoire, il convient de signaler les recherches de Van der Wal (142) sur les parois du fruit des *Salvia* et de A. C. Copper (29) sur le fruit et la graine du *S. officinalis*.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le développement du tégument ovulaire est assez comparable dans les deux espèces étudiées. A l'origine, la masse de tissus qui entoure le micropyle est volumineuse relativement à la taille de l'ovule : c'est que le micropyle, par exemple chez le *S. pratensis* est long de 20 μ , ce qui représente sensiblement la longueur du sac embryonnaire et le tiers de celle de l'ovule (fig. 312). Dès la fécondation, il se forme un lobe important au-dessus du niveau de la chalaze ; son épaisseur finit par être

dix fois plus forte que l'épaisseur initiale ; cela n'empêche pas le tégument de s'accroître également de façon notable tout autour du sac embryonnaire qui paraît longtemps peu volumineux par rapport à la masse de l'ovule. La digestion du tégument se produit tardivement, alors que l'embryon a déjà atteint le stade précoty-

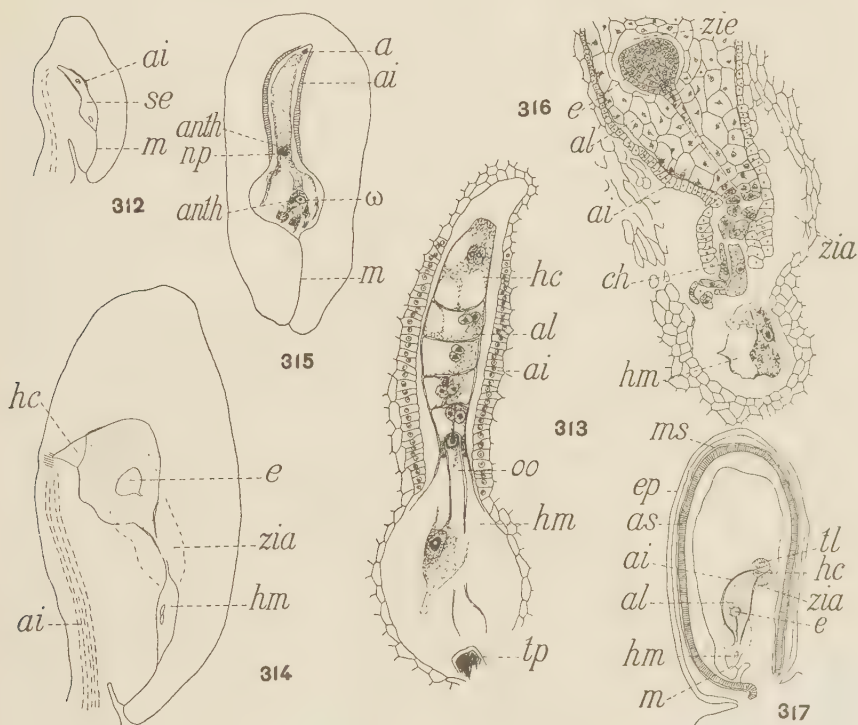


FIG. 312 à 314. — *Salvia pratensis* L. — FIG. 315 à 317. — *Salvia Sclarea* L. — Albumen : ovules non fécondés, en 312, et en voie de fécondation, en 315 ; en 313, albumen en coupe longitudinale ; en 316, région micropylaire de l'albumen ; en 314, coupe longitudinale schématique d'un ovule âgé ; en 317, coupe schématique d'un carpelle. G. : 27 pour 317 ; 33 pour 312 et 314 ; 87 pour 315 ; 176 pour 316 ; 260 pour 313.

lédonaire, dans un albumen bien formé. La région de la chalaze et l'assise tégumentaire interne attirent particulièrement l'attention.

1. — Région chalazienne. — Dès les premiers stades du développement de l'albumen, le sac embryonnaire, à son extrémité chalazienne, est en relation avec un îlot de petites cellules isodiamétriques, en rapport avec l'extrémité de l'appareil conducteur ; les

parois de ces cellules ne fixent pas le carmin et ne se colorent pas non plus avec le vert d'iode, leur contenu n'est pas chromatophile. Autour de cet îlot, les autres cellules possèdent des parois lignifiées. À des stades assez âgés et parallèlement à la disparition de l'haustorium chalazien, les parois de toutes les cellules se lignifient à l'extrémité chalazienne du sac.

2. — Assise interne du tégument. — Elle est différenciée en tapis en bordure de la majeure partie de la chambre chalazienne du sac. Dans les jeunes ovules, le tapis est formé de cellules hautes à protoplasme dense (fig. 313). En 316, stade déjà avancé du développement de l'albumen, chez le *S. Sclarea*, les autres cellules du tégument sont grandes, très allongées et vidées partiellement de leur contenu, tandis que les cellules du tapis sont petites, cubiques et renferment un protoplasme assez dense ; elles opposent une résistance énergique à l'action digestive qu'exerce autour d'elles le suçoir micropylaire et, en particulier, un certain nombre d'entre elles subsistent intactes, isolées des autres assises du tégument, dans la chambre micropylaire.

Chez le *S. pratensis*, le tapis disparaît plus rapidement que chez le *S. Sclarea*.

B. — Le sac embryonnaire. — Le sac embryonnaire du *S. pratensis* atteint $27\ \mu$ en 312, au moment de la fécondation, et $90\ \mu$ à l'époque qui précède la digestion du tégument (fig. 314) ; sa longueur est faible encore si on la compare à celle de l'ovule qui atteint $160\ \mu$; l'albumen qui s'était jusqu'alors développé dans le sac entre chalaze et micropyle aura à digérer en particulier un lobe tégumentaire de $50\ \mu$ d'épaisseur qui le surplombe.

Le sac embryonnaire est formé de deux chambres de volumes égaux, mais la chambre chalazienne est allongée, entourée en grande partie par le tapis, la chambre micropylaire est arrondie, bordée de cellules non différenciées. Les deux chambres se développent d'abord aussi rapidement l'une que l'autre, puis la chambre chalazienne continue seule à s'accroître (fig. 314). Très longtemps, cette dernière reste parfaitement délimitée par le tapis ou les assises immédiatement sous-jacentes du tégument ; ce n'est qu'à un stade assez avancé du développement de l'albumen que la partie du tégument placée au-dessus de la chalaze est digérée et que la cavité formée s'emplit des cellules de l'albumen qui brise son enveloppe.

1. — Albumen. — On assiste en 315 à la double fécondation,

chez le *S. Sclarea* : un anthérozoïde vient en contact du noyau secondaire *ns*, situé sur la limite des deux chambres, un autre anthérozoïde vient s'accoler à l'oosphère, placée à la base de la chambre inférieure, près du micropyle. Les antipodes sont déjà pratiquement disparues.

En 313, on identifie, dans le sac embryonnaire du *S. pratensis*, l'albumen proprement dit, limité par un haustorium à chacune de ses extrémités.

a) Albumen proprement dit. — En 313, il est constitué par quatre assises superposées de deux cellules. L'albumen proprement dit se développe longtemps entre le niveau de la chalaze et la chambre micropylaire ; en 317, il commence à déborder sur la chambre micropylaire et le tégument est digéré en même temps aux deux extrémités de la chambre chalazienne. En 316, stade correspondant au schéma figuré en 317, on notera l'aspect très particulier des cellules d'albumen du *S. Sclarea*, à proximité et au contact du suçoir micropylaire. Au lieu d'être pauvres en protoplasme et munies de noyaux peu volumineux comme les autres éléments de l'albumen, elles sont bourrées de protoplasme, ne sont pas vacuolaires et possèdent en général de gros noyaux ; les cellules terminales se recourbent dans la chambre micropylaire, comme attirées par la cavité digestive créée dans le tégument à partir de l'haustorium.

Ces dernières particularités ne se retrouvent pas chez le *S. pratensis* (fig. 314).

L'albumen finit par détruire et assimiler tout le tégument ; soumis lui-même à l'action digestive de l'embryon, il n'est représenté que par l'assise protéique dans la graine adulte (Guignard).

b) Haustorium chalazien. — Unicellulaire et binucléé en 313, il est très vacuolaire dans la région opposée à la chalaze ; les noyaux sont encore peu volumineux ($5\ \mu$ de diamètre environ). La persistance de ce suçoir est assez remarquable ; on l'identifie encore dans l'ovule âgé figuré en 317.

c) Haustorium micropylaire. — Unicellulaire et binucléé, il possède, en 313, des noyaux de $7\ \mu$ sur $13\ \mu$, chez le *S. pratensis* ; ces dimensions restent sensiblement les mêmes dans cette espèce, pendant la maturation de l'albumen. Dans un haustorium assez âgé du *S. Sclarea* figuré en 316, le protoplasme retient particulièrement les colorants, rendant imprécis le contour des noyaux. Chez le *S. pratensis*, l'haustorium micropylaire est plus allongé, plus

étroit vers le même stade, mais provoque également des phénomènes digestifs dans le tégument autour du tapis (fig. 314).

2. — Embryon. — L'embryon présente toujours un volume remarquable par rapport à l'albumen.

L'oospore engendre deux blastomères qui se cloisonnent longitudinalement en haut, transversalement en bas (fig. 318), amenant la formation d'une tétrade en T régulière. A partir de l'étage apical, se différencient successivement les quadrants (fig. 320), puis les deux étages de cellules octants (fig. 321). De son côté, le suspenseur se divise en commençant par l'élément supérieur *m*. Le développe-

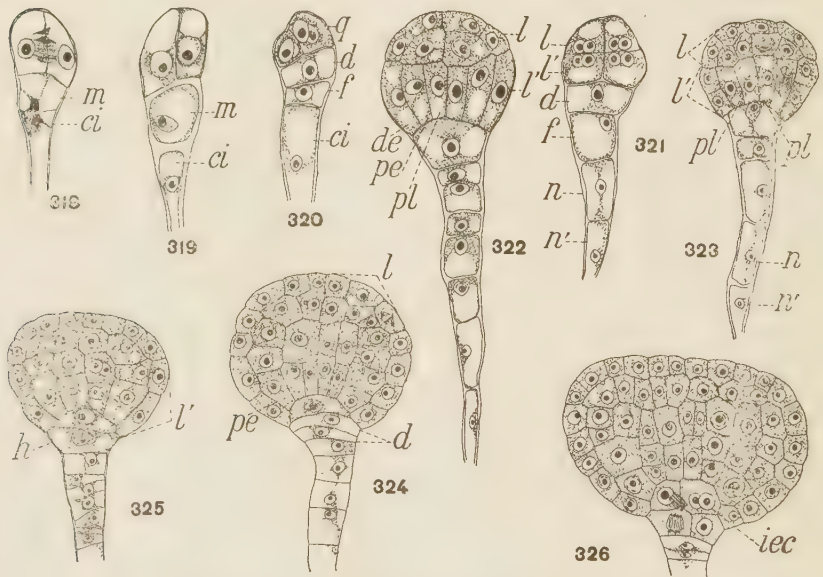


FIG. 318 et 319. — *Salvia sclarea* L. — FIG. 320 à 326. — *Salvia pratensis* L. — Embryon : en 318 et 319, tétrade ; en 320, octants ; en 324, hypophyse. G. : 470 ; 610 pour 321 et 322.

ment est ensuite à peu près identique à celui que R. Souèges a fait connaître pour le *Glechoma hederacea* ; cependant, on remarque l'élargissement de l'embryon, surtout dans la région cotylée, et la différenciation relativement assez tardive de l'hypophyse (fig. 322 à 326). Le suspenseur se divise rapidement et possède finalement au moins huit articles (fig. 322), avant que l'hypophyse ne se soit individualisée ; les cloisonnements s'effectuent dans les cellules issues de *f*, fille de l'élément *m* du proembryon primitif à trois étages. La figure 326 permet de constater que tout se passe ultérieu-

rement de façon très régulière, comme c'est le cas chez les Labiées typiques.

En résumé, seuls des caractères secondaires différencient les embryons des *S. Sclarea* et *S. pratensis* ; ce sont l'individualisation hypophysaire plus tardive et les divisions rapides et prématurées du suspenseur.

CONCLUSIONS

L'haustorium chalazien et l'haustorium micropylaire, ainsi que le tapis, semblent jouer le même rôle que ces organes chez les *Nepeteae* ; les deux *Salvia* étudiés se distinguent des représentants typiques de cette dernière tribu par le développement bien plus intense du tégument et particulièrement par la formation d'un lobe tégumentaire important ; d'autre part, on remarque, chez ces *Salvia*, une activité intense des suçoirs micropylaires qui s'exerce surtout sur le tégument en bordure du tapis ; chez le *Salvia Sclarea* l'importance de l'haustorium est encore soulignée par la différenciation des cellules d'albumen proprement dit, à son contact.

Conclusions générales sur les *Salviaeae*.

Il est indispensable de tenir compte des observations récentes effectuées sur diverses espèces de *Salvia*. Carlson et Stuart, en particulier, mettent bien en évidence l'existence d'un type *S. splendens* et d'un type *S. mellifera*. Les renseignements sont encore bien peu nombreux dans un genre qui comprend environ cinq cents espèces ; voici comment se répartissent les représentants du genre présentement étudiés :

Type *S. splendens*.

<i>S. azurea</i>	Billings
<i>S. lanceolata</i>	Billings
<i>S. splendens</i>	Carlson et Stuart
<i>S. Greggii</i>	— —
<i>S. leucantha</i>	— —
<i>S. tiliifolia</i>	Junell

Type *S. mellifera*.

<i>S. pratensis</i>	Schnarf-Crété
<i>S. glutinosa</i>	Schnarf
<i>S. mellifera</i>	Carlson et Stuart
<i>S. apiana</i>	— —
<i>S. Columbariae</i>	— —
<i>S. Horminum</i>	Junell
<i>S. Sclarea</i>	Crété

Le type *S. splendens* semble exclusivement contenir des espèces américaines, tandis que les espèces européennes, asiatiques et africaines appartiendraient au type *S. mellifera*.

1. — Sac embryonnaire. — a) type *S. mellifera*. — Le sac embryonnaire est faiblement courbé; la chambre chalazienne, plus longue, est entourée par une assise épithéliale différenciée; la chambre micropylaire est légèrement élargie et plus courte.

b) type *S. splendens*. — Le sac embryonnaire est très petit et n'est pas divisé nettement en deux chambres; l'un de ses côtés est fortement convexe, l'autre est un peu concave; il est rempli en majeure partie par l'œuf, les synergides et le noyau secondaire; l'assise interne du tégument n'est pas différenciée en tapis; le micropyle est très long.

2. — Albumen. — a) type *S. mellifera*. — L'accroissement de l'albumen s'effectue d'abord entre le hile et la chalaze, jusqu'à un moment avancé du développement de l'embryon; cependant, la paroi ovulaire s'est accrue autour du sac et principalement au-dessus du niveau de la chalaze: elle est ultérieurement digérée par l'albumen.

Le suçoir micropylaire est l'origine de phénomènes curieux. La région de l'albumen qui est à son contact peut prendre un aspect très particulier (*S. Sclarea*); chez le *S. tiliifolia*, l'haustorium micropylaire pousse une sorte de tube dans la direction du raphé, le long du sac embryonnaire, puis ce diverticule change de direction et s'allonge vers le hile en suivant l'appareil conducteur (*S. Junell*); K. Schnarf a représenté des stades assez âgés de l'albumen du *S. pratensis*, où il apparaît nettement que l'haustorium micropylaire pousse vers le raphé un léger diverticule qu'accompagnent les noyaux.

b) type *S. splendens*. — L'albumen s'accroît en épaisseur, non en longueur; de plus, il s'incurve et s'enfonce profondément dans le tégument le long du raphé, en direction du hile.

Les *Salviae* ne comprennent qu'un nombre très restreint de genres, mais on a vu combien le genre *Salvia* est riche en espèces, à lui seul; il est très curieux de constater que, chez les Sauges, très ressemblantes entre elles par les caractères externes de la morphologie florale, il existe des types aussi différents d'ovules et de graine. Il serait très intéressant de poursuivre l'étude comparée et systématique des sacs embryonnaires et des albumens du plus grand nombre possible de *Salvia*; il serait également utile de pouvoir

comparer les embryons du type *S. splendens* à ceux du *S. pratensis* et du *S. Sclarea*.

Stachyoideae Melissinae.

Ziziphora tenuior L.

S. Junell (68) a étudié, chez le *Ziziphora capitata* L., les premiers stades du développement de l'albumen.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il se développe surtout entre les niveaux de la chalaze et du micropyle ; la région située entre l'aboutissement de l'appareil conducteur et l'extrémité chalazienne du sac embryonnaire rappelle celle qui a été décrite chez les *Salvia*, mais, chez les *Ziziphora*, on n'observe pas de phénomènes de lignification ; un tapis entoure la majeure partie de la chambre chalazienne ; la surface de l'ovule ne porte pas de poils sécréteurs.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est divisé en deux parties de volumes inégaux, au moment de la fécondation ; aux stades ultérieurs, l'albumen proprement dit s'agrandit dans les limites du tapis qui l'entoure et la chambre micropylaire augmente de volume, grâce à la multiplication des cellules qui la limitent d'une part, et par digestion du tégument situé en bordure de l'appareil conducteur d'autre part.

1. — Albumen. — La première segmentation du noyau s'effectue sans qu'apparaisse immédiatement la cloison transversale ; dès cette époque, l'oospore s'allonge (fig. 328). En 329, on retrouve la division habituelle de l'albumen en trois régions.

a) Albumen proprement dit. — En 329, l'étage supérieur comprend quatre cellules quadrants et l'étage inférieur, deux cellules. Pendant longtemps, les divisions transversales sont les plus nombreuses, comme en témoigne la figure 332. A l'origine, l'albumen proprement dit est relié à la chambre micropylaire par un étranglement du sac ; cet étranglement disparaît rapidement par suite de la digestion du tégument et du tapis en bordure du raphé (fig. 332) ; entre l'albumen et le suçoir micropylaire, s'établit alors une large zone de contact (fig. 330 et 331). Le faible lobe tégumen-

taire situé au-dessus du niveau de la chalaze sera digéré finalement par l'albumen.

b) *Haustorium chalazien*. — La cellule chalazienne est déjà vaste en 329 et renferme deux noyaux sphériques d'un diamètre de $9\ \mu$; son protoplasme est fortement vacuolaire. En 332, les

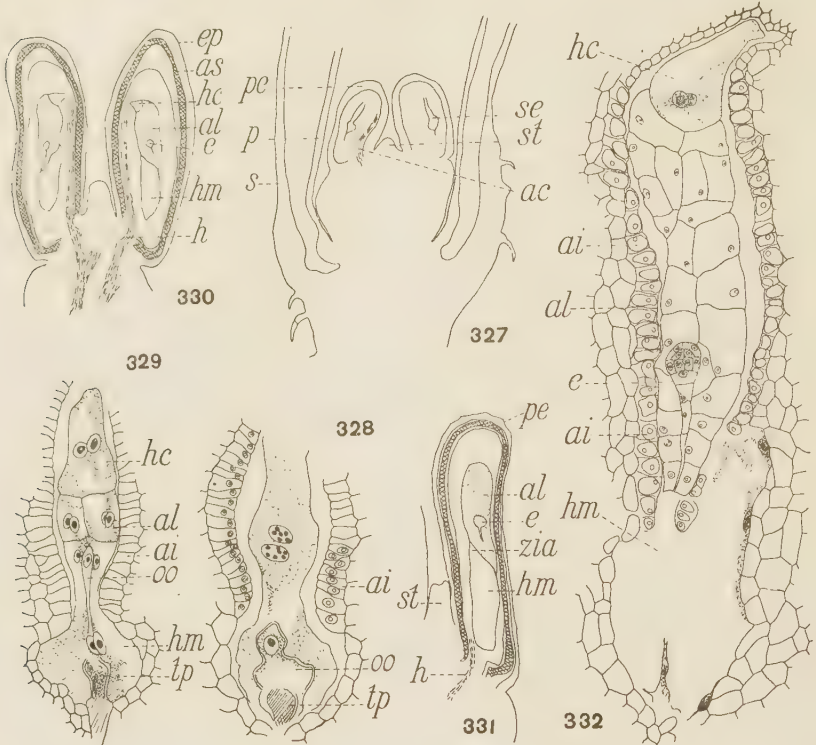


FIG. 327 à 332. — *Ziziphora tenuior* L. — Albumen : en 327, 330 et 331, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 328, 329 et 332, premières segmentations de l'albumen. G. : 28 pour 330 et 331 ; 43 pour 327 ; 190 pour 329 et 332 ; 280 pour 328.

noyaux atteignent $11\ \mu$, le protoplasme est rare et se colore de façon sensiblement aussi intense que les noyaux.

c) *Haustorium micropylaire*. — Il est binucléé en 329 et occupe la chambre micropylaire ; les noyaux, allongés, atteignent des dimensions de $6\ \mu$ sur $15\ \mu$; le protoplasme est abondant. En 332, les noyaux sont aplatis et accolés à la surface des cellules du tégument en voie de résorption.

2. — Embryon. — Il est peu probable que la tétrade régulière en T se produise, la cellule inférieure du proembryon tardant à se

diviser (fig. 333). Les quadrants s'observent, en 334, surmontant un suspenseur de trois articles. La différenciation du dermatogène à partir des cellules octants se produit très régulièrement et symétriquement (fig. 335) ; le suspenseur est devenu, à ce moment, quadricellulaire. De façon générale, les divisions qui suivent sont très ordonnées : l'apparition du périblème et du plérôme (fig. 336 et 337)

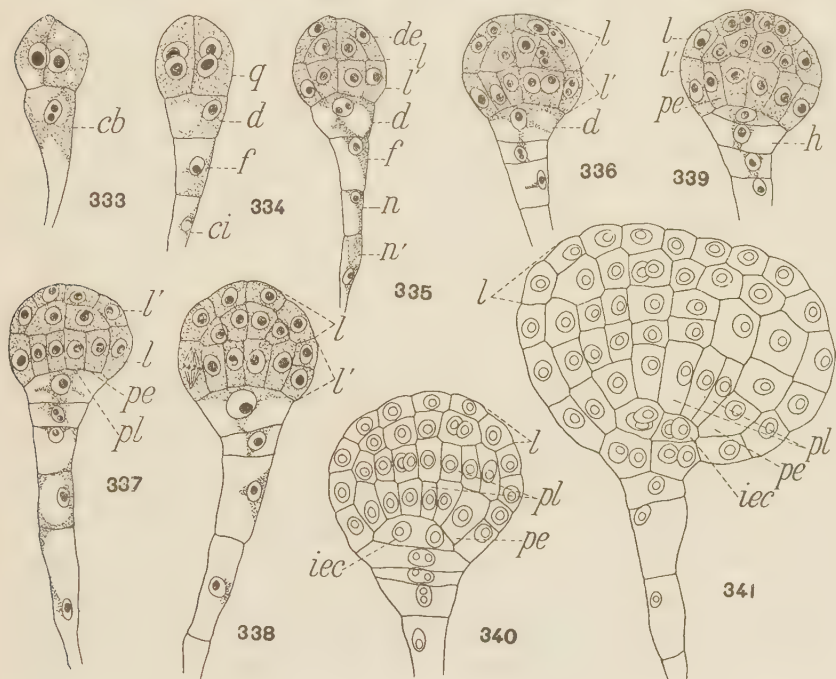


FIG. 333 à 341. — *Ziziphora tenuior* L. — Embryon : en 334, quadrants ; en 335, formation du dermatogène ; en 336, 337 et 338, différenciation des histogènes internes ; de 339 à 341, développement postérieur à l'individualisation hypophysaire. G. : 670.

et les divisions de la région cotylée sont particulièrement nettes.

L'individualisation de la cellule supérieure du suspenseur comme cellule mère de l'hypophyse se produit assez rapidement, dès que le périblème et le plérôme sont identifiables ; cette cellule supérieure d'un suspenseur de cinq articles peut être éventuellement la petite-fille de *m* : en 337, par exemple, c'est bien l'élément de tête, *d*, du suspenseur quadricellulaire qui s'est divisé en deux cellules superposées. La différenciation se produit par apparition d'une cloison bombée, s'insérant sur les parois inférieures du derma-

togène de l'axe hypocotylé (fig. 339). Les processus ultérieurs de division sont normaux. En 341, les deux étages de l'hypophyse se sont segmentés, comme d'ordinaire, pour donner deux étages superposés de quatre cellules quadrants ; le suspenseur est très persistant. Les divisions de l'étage *l'* sont rapides ; par contre, celles de la partie cotylée subissent un certain retard, si l'on considère la vitesse habituelle des segmentations chez la majorité des Labiées. En 340, la cellule inférieure de l'hypophyse s'est exceptionnellement divisée par une paroi transversale, avant de se cloisonner longitudinalement.

Le développement de l'embryon du *Ziziphora tenuior* appartient au type *Mentha*. Il est très régulier ; les principales caractéristiques sont cette régularité même, la persistance du suspenseur et le retard apporté dans le développement de la région cotylée.

CONCLUSION

L'histologie des *Ziziphora* est très voisine de celle des *Nepeteae* typiques. Cependant, la digestion des tissus en bordure du raphé vient ajouter une note spéciale : elle est certainement due à l'haustorium micropylaire dont l'intervention paraît évidente d'après la situation des noyaux par rapport au tégument en voie de destruction ; cette digestion ne doit pas servir uniquement à l'alimentation directe de l'albumen, car elle est peu importante et s'arrête assez rapidement, mais elle rapproche de façon sensible le suçoir micropylaire des éléments conducteurs du raphé. Ce fait est probablement d'une grande importance physiologique : les aliments pourraient ainsi éventuellement passer de l'appareil conducteur à l'albumen proprement dit par l'intermédiaire du suçoir micropylaire.

Melissa officinalis L.

Sur la graine du *Melissa officinalis* L. n'existent encore que de brèves indications en dehors de l'étude, par S. Wagner (150), de la structure du péricarpe.

A. — Le tégument ovulaire. — Il est comparable à celui des *Ziziphora* ; un lobe peu important se développe au-dessus du niveau de la chalaze, un tapis assez durable entoure la majeure partie de la chambre chalazienne du sac embryonnaire.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est divisé en deux chambres de

volumes sensiblement égaux, à l'origine (fig. 342) ; par la suite, la chambre chalazienne s'accroît et s'étire en longueur (fig. 343) et la chambre micropylaire devient elle-même très importante, si on considère comme ses annexes, puisqu'en communication avec elle, les cavités (*zia*) creusées dans le tégument.

1. — Albumen. — Il comprend un haustorium chalazien, l'albumen proprement dit et un haustorium micropylaire.

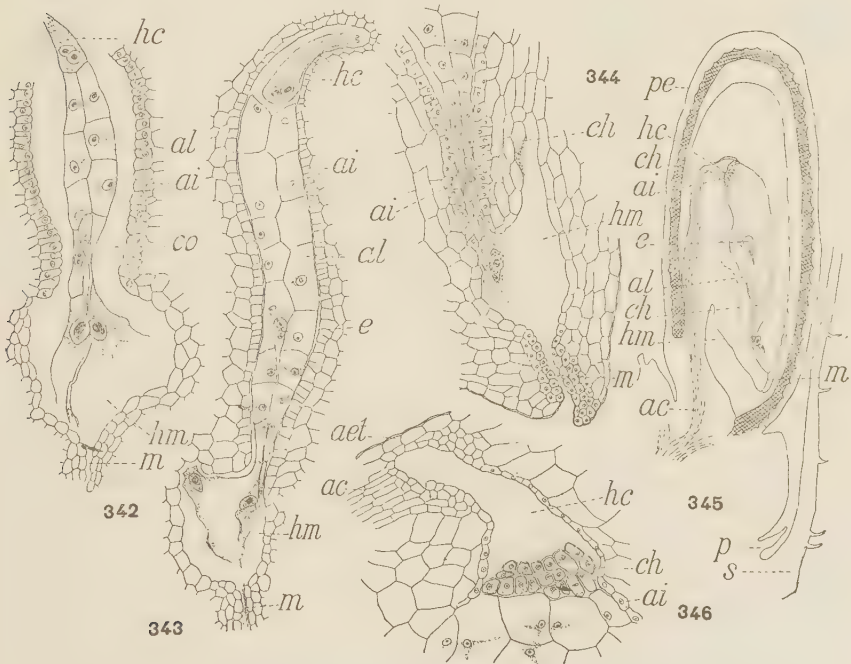


FIG. 342 à 346. — *Melissa officinalis* L. — Albumen : en 342 et 343, jeunes albumens ; en 344, région micropylaire de l'albumen ; en 346, région chalazienne de l'albumen ; en 345, coupe longitudinale schématique d'un carpelle. G. : 33 pour 345 ; 150 pour 343, 344 et 346 ; 240 pour 342.

a) Albumen proprement dit. — L'albumen proprement dit est logé dans la chambre chalazienne. En 342, il est composé de quatre étages de deux à quatre cellules. En 343, on compte huit assises de cellules et il n'y a pas eu de segmentations longitudinales nouvelles ; de là, un albumen longtemps étiré qui donne aux *Melissa* un aspect assez spécial parmi les Labiées. A des stades plus âgés, les étages d'albumen restent constitués par quatre cellules dans l'étranglement très prononcé qui établit la communication avec la

chambre micropylaire (fig. 344). Ailleurs, des divisions ont élargi l'albumen (fig. 345) et ont fait disparaître le mode de groupement en étages. La portion supérieure de l'albumen figurée en 346 est formée, en bordure de la cavité correspondant au suçoir chalazien maintenant disparu, de cellules à contenu protoplasmique beaucoup plus dense que dans les cellules voisines ; elles ont une taille réduite et les plus vastes contiennent de grandes vacuoles.

L'albumen âgé envahit les cavités creusées dans le tégument à partir des suçoirs (fig. 345) et digère le lobe situé au-dessus de la chalaze. A son tour, l'embryon détruit progressivement l'albumen et n'en laisse subsister que l'assise externe protéique.

b) Haustorium chalazien. — Il est unicellulaire et binucléé en 342 ; le protoplasme est dense et non vacuolaire ; les noyaux ont un diamètre de $8\ \mu$. En 343, la cellule s'est agrandie, mais les noyaux ont sensiblement le même diamètre ($10\ \mu$) et le protoplasme est peu vacuolaire. L'aspect détaillé de la région chalazienne, figurée en 346, permet de constater qu'il ne reste absolument rien, à cette époque, du suçoir dont la durée de vie est donc relativement courte.

c) Haustorium micropylaire. — En 342, les deux cellules mères viennent de se fusionner ; les noyaux sont volumineux, ils ont des dimensions de $10\ \mu$ sur $13\ \mu$; leur contour est un peu irrégulier. En 343, l'un des noyaux s'est porté sur les bords de la chambre micropylaire, à l'endroit où débute, sur le côté opposé au raphé, un phénomène de digestion du tégument ; la taille des deux noyaux est maintenant de $9\ \mu$ sur $17\ \mu$. En 345, deux cavités se sont creusées à partir de l'haustorium micropylaire ; l'une bordant l'albumen dans la région du raphé occupe la même place que celle des *Ziziphora*, mais est plus développée, puisqu'elle atteint la région chalazienne, l'autre intéresse la face de l'ovule opposée au raphé. En réalité, d'après l'examen d'un nombre important de coupes, il semble que les deux cavités se réunissent latéralement et que le tégument soit digéré sur tout le pourtour de l'albumen, plus particulièrement dans la région du raphé ; les deux noyaux sont encore parfaitement identifiables dans l'ovule assez âgé figuré en 345.

2. — Embryon. — On retrouve, chez les *Melissa*, les divers stades habituels au développement des embryons du type *Mentha*. Le proembryon bicellulaire (fig. 348) fournit une tétrade régulière en T (fig. 349). La différenciation du dermatogène s'effectue d'abord dans les octants inférieurs (fig. 350 et 351), puis dans l'étage supé-

rieur (fig. 352) ; généralement, le suspenseur est constitué, avant l'individualisation de l'hypophyse, de quatre cellules (fig. 350 et 352).

L'élément supérieur *d* du suspenseur, fils de la cellule intermédiaire *m* de la tétrade, se cloisonne par une paroi ou horizontale, s'insérant sur la bordure inférieure du dermatogène (fig. 353 et 354), ou verticale, s'appuyant sur la base de l'étage *l'* et la paroi

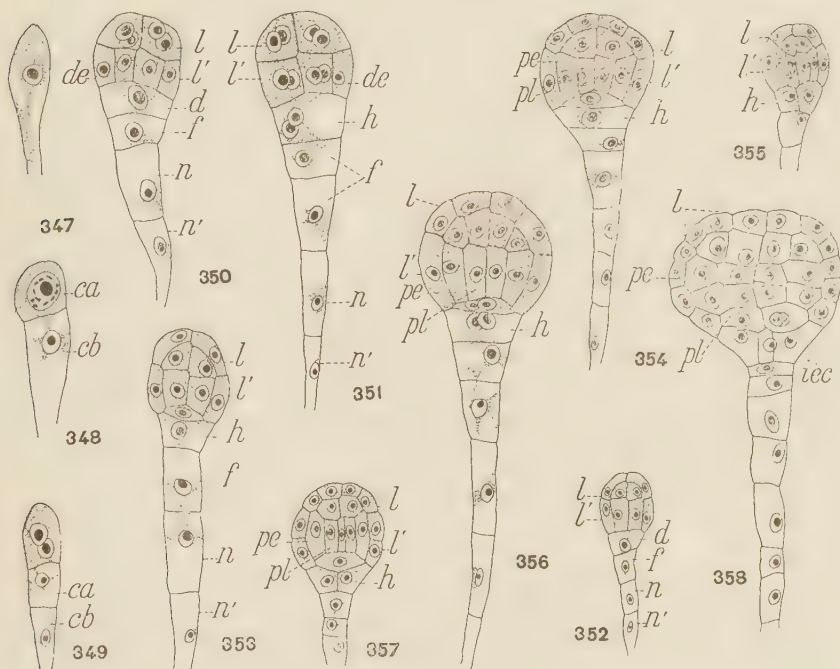


FIG. 347 à 358. — *Melissa officinalis* L. — Embryon : en 349, tétrade ; de 350 à 352, formation de dermatogène ; en 351 et 354, différenciation hypophysaire. G. : 610 ; 330 pour 352, 355, 357 et 358.

inférieure de la cellule mère (fig. 351) ; dans le premier cas, il apparaît deux groupes superposés de deux cellules après les premières divisions (fig. 356) ; dans le second cas, il se produit encore plusieurs cloisonnements verticaux avant qu'apparaissent les divisions transversales. L'individualisation du périlème et du plérome s'effectue régulièrement (fig. 354) ; les diverses cellules de l'axe hypocotylé se segmentent ensuite transversalement (fig. 355 et 358). L'embryon des *Melissa* présente plusieurs caractères secondaires, mais vraiment spécifiques : avant tout, il y a le retard apporté par les octants supérieurs à leur division, ensuite, le frè-

quent cloisonnement vertical de la cellule mère hypophysaire ; ce mode de division se rencontre accidentellement chez beaucoup de Labiées, mais il est assez fréquent chez les *Melissa* ; enfin, la différenciation de l'hypophyse est toujours précoce, parfois même, elle est antérieure à l'apparition du dermatogène (fig. 351), et, dans ce cas, les autres cellules du suspenseur se segmentent aussi plus rapidement.

Le suspenseur semble posséder une grande activité ; il est volumineux, son protoplasme est abondant, ses noyaux sont gros, même à des stades avancés du développement de l'embryon. En 358, il compte dix étages cellulaires.

CONCLUSIONS

La cavité créée par le suçoir micropylaire dans la région du raphé joue un rôle identique à celui qui a été envisagé chez les *Ziziphora* ; comme dans ce dernier genre, le développement de l'albumen s'effectue longtemps entre la chalaze et la chambre micropylaire. Les *Melissa* se distinguent par l'activité plus grande de leur suçoir micropylaire et la différenciation, dans la région chalazienne, de cellules d'albumen dont le rôle paraît être de remplacer l'haustorium chalazien précocement disparu.

Calamintha grandiflora Moench

Les *Calamintha* sont, le plus souvent, considérés comme un genre nettement séparé des *Satureia* : il en est ainsi dans la classification de Bentham et Hooker (10) et dans celles d'auteurs modernes tels que Hutchinson (64) ; par contre, Briquet (20) fait entrer les *Calamintha* dans les *Satureia* et l'ordre qu'il a adopté est très fréquemment suivi de nos jours. Il résulte de cet état de choses une certaine confusion dans les noms proposés.

K. Schnarf (98) établit en 1917 les règles du développement pour les albumens du *Satureia vulgaris* L. et du *Satureia Acinos* L., rangés parfois dans les *Clinopodium* et les *Calamintha*. S. Wagner (150) a examiné le péricarpe adulte du *S. hortensis* L. et du *S. montana* L. : l'épicarpe possède des poils capités sécrétants parfois très nombreux ; l'assise scléreuse et l'endocarpe sont très comparables aux mêmes assises du groupe des Ocimoïdées.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est étroitement comparable à celui des autres *Melissinae*. Au sommet de l'ovule, une croissance

un peu plus active des tissus amène la formation d'un lobe sans importance ; le tapis est peu persistant.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est formé de deux chambres de tailles à peu près égales dans l'ovule jeune non fécondé (fig. 359). Au stade d'albumen déjà âgé figuré en 361, la chambre chalazienne s'est accrue considérablement par division et étirement des

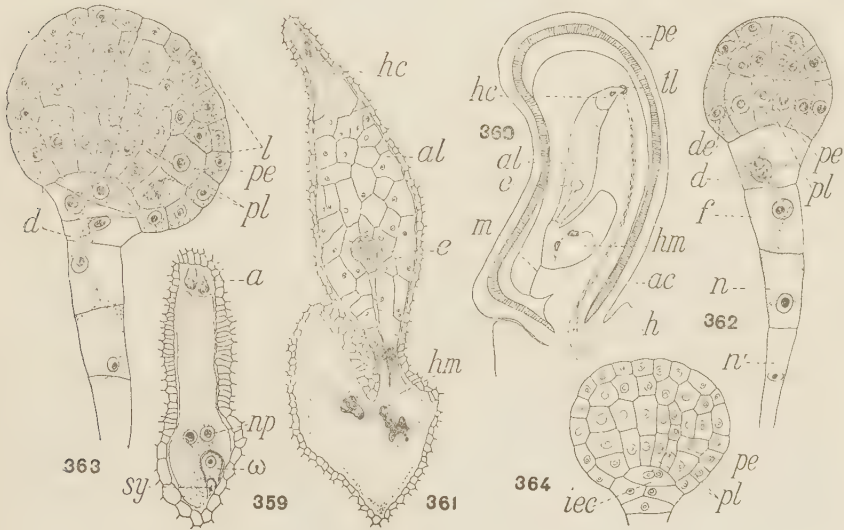


FIG. 359 à 364. — *Calamintha grandiflora* Moench — Albumen et embryon : en 359, sac embryonnaire avant fécondation ; en 360, coupes d'un carpelle et, en 361, de l'albumen correspondant ; de 362 à 364, embryons. G. : 33 pour 360 ; 100 pour 361 ; 300 pour 364 ; 610 pour 362 et 363.

cellules du tégument ; la chambre micropylaire est devenue également plus vaste, mais elle se développe surtout par des phénomènes de digestion du tégument en bordure de l'appareil conducteur. En 360, la destruction des tissus du raphé prend encore une plus grande extension.

1. — Albumen. — Au moment de la fécondation, les antipodes persistent à l'extrémité chalazienne du sac, les noyaux polaires ne sont pas encore fusionnés et l'oosphère est située près du micropyle, près des restes des synergides (fig. 359). On retrouve, chez les *Calamintha*, l'albumen proprement dit et les deux suçoirs micropylaire et chalazien.

a) Albumen proprement dit. — Il est développé surtout en longueur, en 361 ; les cellules qui bordent la chambre micropylaire ont des noyaux plus volumineux et leur protoplasme est condensé sur la paroi qui les sépare du suçoir.

b) Haustorium chalazien. — En 361, figure un haustorium chalazien binucléé ; les noyaux sont localisés dans la partie amincie de la cellule ; le protoplasme, situé à la pointe de la cellule, près de la chalaze, possède un pouvoir intense de fixation des colorants.

c) Haustorium micropylaire. — Il est unicellulaire et binucléé. Il exerce une influence digestive précoce sur le tégument situé entre l'appareil conducteur et le sac embryonnaire ; la cavité ainsi formée à partir de la chambre micropylaire atteint un volume très important et, en 360, l'extrémité supérieure arrive déjà à mi-hauteur de la chambre chalazienne. Les noyaux sont volumineux ; en 360 et 361, ils constituent deux groupes très fragmentés où l'on ne distingue plus de membrane nucléaire ; dans des suçoirs plus âgés, des membranes nettes délimitent à nouveau deux noyaux à nucléoles de faible volume.

2. — Embryon. — En 362, figure le stade le plus jeune qu'il m'ait été permis d'observer au cours de cette étude ; cependant, étant donné l'extrême homogénéité des règles du développement chez les Labiées, on peut l'interpréter comme si les premiers processus évolutifs étaient comparables à ceux que l'on observe chez les autres *Melissinae*. En 362, dermatogène, périblème et plérôme sont différenciés, le suspenseur est formé de quatre cellules constituant vraisemblablement deux groupes issus des cellules primitives *m* et *ci* de la tétrade ; ces cellules sont très allongées, surtout la cellule inférieure, et, dans le blastomère supérieur, le noyau est sur le point de se diviser. C'est à peu près à ce stade que se produit la différenciation hypophysaire ; dans un cas, j'ai pu constater l'existence de la paroi qui commande cette différenciation au moment où les cellules mères des histogènes de l'hypocotyle venaient de subir un cloisonnement transversal. En 363, le globule embryonnaire prend une inclinaison anormale et la division de l'étage inférieur de l'hypophyse s'y effectue par apparition d'une cloison transversale qui s'insère partiellement sur la paroi du dermatogène. Le développement se poursuit de façon très régulière (fig. 364). Comme chez les *Mentha*, les articles du suspenseur sont assez allongés et ne subissent que peu de divisions.

CONCLUSIONS

L'étude du *C. grandiflora* n'ajoute pratiquement rien à ce qui a été décrit chez les *Melissa* et les *Ziziphora* ; avec les *Ziziphora* en particulier, la ressemblance est très grande ; cependant, la cavité digestive d'origine haustoriale se crée immédiatement en bordure de l'albumen chez les *Ziziphora*, alors que, chez le *Calamintha grandiflora*, elle reste au moins assez longtemps séparée de l'albumen par quelques assises de cellules.

Les *Satureia vulgaris* et *Acinos* étudiés par Schnarf ont un albumen très comparable à celui du *Calamintha grandiflora* ; Schnarf envisage comme essentiel le rôle nutritif du suçoir micropylaire de ces deux espèces et ce que j'ai constaté de la fragmentation intense des noyaux de cet organe chez le *C. grandiflora* confirme pleinement cette hypothèse.

Conclusions générales sur les *Melissinae*.

Les *Melissinae* forment un groupe très homogène dont les représentants ne diffèrent, morphologiquement, que par des caractères d'ordre secondaire portant avant tout sur l'activité plus ou moins grande du suçoir micropylaire. Ce dernier joue, semble-t-il, un rôle important : il contribue assurément à digérer le tégument ovulaire et il est aussi possible qu'il mette en relation plus ou moins étroite les éléments conducteurs du raphé et l'albumen proprement dit.

Les *Melissinae* sont proches des *Nepeteae* par le mode de développement de l'albumen entre la chalaze et l'haustorium micropylaire, dans les limites d'un tapis plus ou moins persistant ; le suçoir micropylaire prend cependant un développement bien plus grand et exerce sur le tégument une action digestive bien plus intense.

Les *Melissinae* sont proches des *Salvieae* du type *S. mellifera* par leur albumen, leur tapis et leurhaustorium micropylaire ; elles en diffèrent par leur tégument beaucoup moins développé, dont le lobe supérieur, en particulier, est très réduit.

Stachyoideae Thyminae.

Thymus Serpyllum L.

L'albumen du *Thymus ovatus* Mill. a été étudié par K. Schnarf (98) ; il serait comparable à celui des *Satureia*, mais le nombre restreint de figures donné par

l'auteur ne permet pas de se faire une idée très précise du mode de développement des différentes parties de la graine.

S. Wagner (150) a examiné la structure du péricarpe du *Th. Serpyllum* L. et du *Th. capitatus* Hoffmag. et Link. ; il le trouve remarquable par sa faible épaisseur et signale, dans l'épicarpe, des cellules à mucilage relativement volumineuses, séparées par des groupes de deux, trois cellules ordinaires.

Je me suis attaché à suivre, chez le *Th. Serpyllum* L., les diverses étapes de la maturation de l'albumen et de l'embryon.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE.

A. — Le tégument ovulaire. — Il ne devient jamais très épais ; cependant, dans la région du raphé, il existe, entre l'appareil conducteur et le sac embryonnaire, une masse importante de tissus dans laquelle prennent place rapidement d'importants phénomènes de digestion.

1. — Assise tégumentaire interne. — Il existe chez les *Thymus* une assise interne différenciée ou tapis ; elle est plus durable et paraît plus active que chez beaucoup d'autres genres de Labiées. En 365, elle entoure la chambre supérieure à l'exception de la région proche de la chalaze ; les cellules sont hautes en bordure du raphé, et de forme plus aplatie dans les autres régions ; dans celles qui limitent le raphé, sauf à proximité de l'haustorium chalazien et du suçoir micropylaire, les noyaux, le protoplasme sont situés du côté opposé au sac embryonnaire, le reste de la cellule est occupé par une vaste vacuole ; ces éléments du tapis sont eux-mêmes en rapport avec plusieurs assises tégumentaires sous-jacentes où les cellules, disposées régulièrement, ont une structure interne comparable ; il n'y a pas d'emplacement privilégié des noyaux sur la face opposée du sac. En 367, c'est l'inverse qui se produit ; dans les cellules du tapis qui bordent cette fois la partie du sac opposée au raphé, le protoplasme et les noyaux sont situés dans la portion de la cellule la plus éloignée de l'albumen.

2. — Région chalazienne. — Quelques petites cellules à parois et à contenu peu colorables sont situées entre le sac et le point d'aboutissement de l'appareil conducteur ; les terminaisons de la cellule haustoriale chalazienne pénètrent très légèrement entre ces cellules.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est divisé en deux chambres : la chambre chalazienne s'accroît longtemps dans les limites du

tapis et la chambre micropylaire s'agrandit beaucoup aux dépens des tissus qui sont situés dans la région du raphé.

1. — Albumen. — Il comprend comme d'habitude, chez les Labiées, un albumen proprement dit, un suçoir micropylaire et un suçoir chalazien.

a) Albumen proprement dit. — Il renferme peu de cellules par

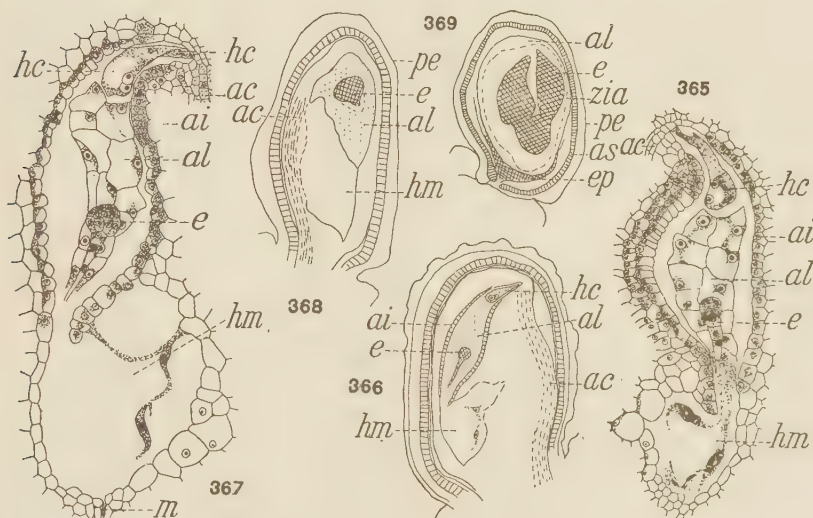


FIG. 365 à 369. — *Thymus Serpyllum* L. — Albumen : en 366, 368 et 369, coupes longitudinales de carpelles ; en 365 et 367, coupes longitudinales d'albumens. G. : 40 pour 369 ; 90 pour 366 et 368 ; 200 pour 365 et 367.

rapport à l'embryon : c'est là le trait caractéristique de l'albumen des *Thymus* ; en 367, il compte une trentaine de cellules et l'embryon vingt-trois environ ; au stade précotylédonaire figuré en 368, l'embryon est toujours très volumineux par rapport à l'albumen.

L'albumen comprend à l'origine de grandes cellules et des noyaux de 6 μ de diamètre. En 365, les noyaux ont une taille plus élevée dans les assises sous-jacentes à l'haustorium chalazien que dans la région comprise dans l'étranglement qui relie les deux chambres du sac. Quand le tapis disparaît, l'albumen est directement bordé, sur presque toute sa face dirigée vers le raphé, par une vaste cavité créée par l'haustorium micropylaire.

L'albumen est digéré progressivement par l'embryon qui ne laisse subsister, d'après Guignard (51), que l'assise protéique.

b) Haustorium chalazien. — La cellule est binucléée en 365 ; la pointe, dirigée vers la chalaze, est riche en protoplasme ; les deux noyaux, plus petits que ceux de l'albumen proprement dit, sont situés, ainsi qu'un vaste hydroleucite, dans la région proche de l'albumen proprement dit. L'aspect général est identique en

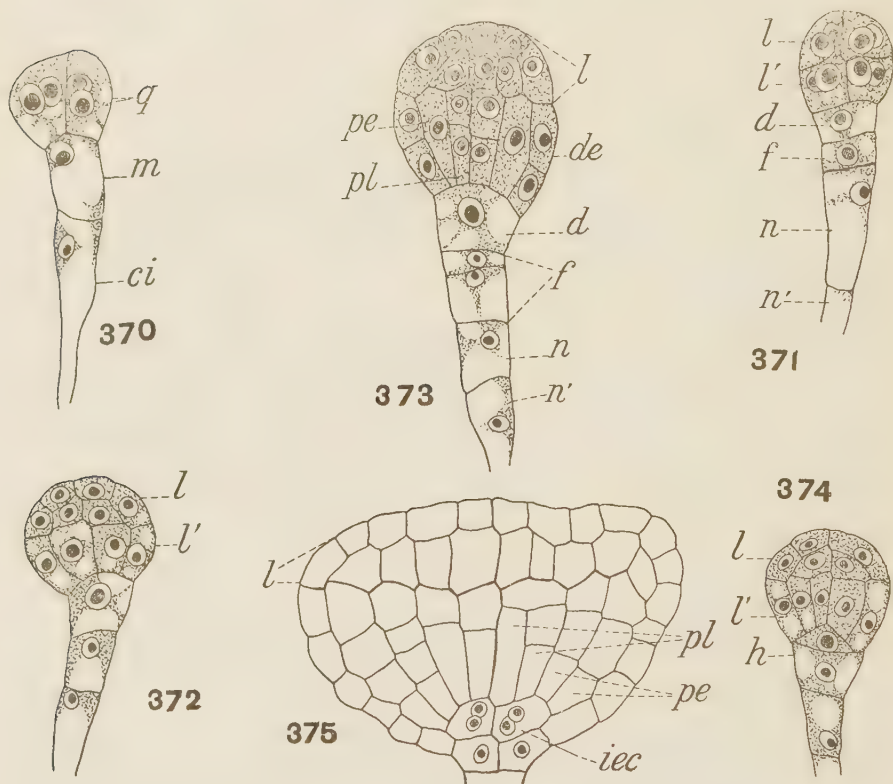


FIG. 370 à 375. — *Thymus Serpyllum* L. — Embryon : en 370, quadrants ; en 371, octants ; en 372, séparation du dermatogène ; en 374, individualisation hypophysaire ; en 375, stade précotylédonaire. G. : 920.

367, mais les noyaux, d'un diamètre de 6 μ , sont plus volumineux maintenant que ceux de l'albumen.

c) Haustorium micropylaire. — Il est formé d'une cellule binucléée ; très rapidement, il digère le tégument situé en bordure de l'appareil conducteur (fig. 365) ; les noyaux sont allongés, de contour mal défini et renferment un volumineux nucléole d'un diamètre moyen de 7 μ . En 367, l'haustorium ne laisse subsister entre l'albumen et lui que les cellules du tapis, inaltérées en apparence ;

les noyaux allongés sont sinueux et n'ont toujours pas de contours nets ; seul, le nucléole se détache nettement. En 366, la digestion du tissu tégumentaire est plus importante encore ; elle atteint son maximum en 368, où presque rien ne subsiste plus du tégument entre l'albumen proprement dit et l'appareil conducteur ; à cette époque, les noyaux du suçoir sont disparus.

2. — Embryon. — Les processus de segmentation témoignent d'une similitude parfaite avec ceux qu'a établis R. Souèges (124), chez le *Mentha viridis*. En 370, quatre cellules quadrants surmontent deux éléments superposés constituant le suspenseur ; ici comme chez les *Mentha*, les segmentations du suspenseur, dès les premiers stades, marquent donc un retard fort net sur celles du globule embryonnaire. Les divisions transversales des cellules quadrants donnent naissance aux deux étages d'octants ; les cellules filles de la cellule basale engendrent un suspenseur quadricellulaire, par double bipartition (fig. 371). Le cloisonnement tangentiel des octants fait apparaître le dermatogène (fig. 372).

La cellule supérieure *d* du suspenseur quadricellulaire s'individualise comme cellule hypophysaire (fig. 371) ; elle se divise par une cloison qui prend appui sur les parois latérales inférieures de l'axe hypocotylé ; la différenciation peut être plus tardive ; en 373, par exemple, elle n'apparaît pas encore, bien que le périblème et le plérôme soient identifiables ; R. Souèges a rencontré de semblables variations dans le moment d'apparition de la cloison chez les *Mentha*. Le suspenseur renferme finalement cinq cellules, par suite du dédoublement de la cellule située sous l'hypophyse ; ce nombre ne semble jamais être dépassé, car cette partie de l'embryon est fugace et disparaît de bonne heure.

La figure 375 montre que l'embryon âgé correspond bien au type classique. Les initiales de l'écorce au sommet radicaire *iec* se sont nettement différenciées par une division verticale ; une cloison analogue a partagé les éléments de l'étage inférieur ; la partie hypocotylée est encore nettement distincte de la région cotylée ; le périblème et le plérôme continuent à se diviser transversalement.

Dans l'embryon à l'état adulte, les cotylédons sont lobés à leur base, fait déjà signalé par K. Schnarf pour le *Thymus ovatus*.

CONCLUSIONS

Il y a des rapports évidents entre l'histologie ovulaire des *Thymus* et celle des *Melissinae*, cependant le développement de l'albumen présente des particularités remarquables.

L'albumen, toujours peu développé par rapport à l'embryon, exerce une activité digestive importante sur le tégument, mais son volume n'augmente pas en proportion des tissus digérés ; l'haustorium micropylaire est très vaste et très actif ; l'haustorium chalazien est de taille minime et sans grande activité, le suspenseur est peu important et fugace.

Il faut tenir compte d'un facteur nouveau et décisif : la maturation de la graine s'effectue très rapidement chez les *Thymus*. Dans un grand nombre d'échantillons recueillis et examinés, j'ai trouvé une proportion importante d'ovules non fécondés et de graines adultes ; la rareté des stades intermédiaires semble bien mettre en évidence la rapidité des segmentations qui se produisent après fécondation ; ce fait peut expliquer la petitesse de la graine, l'absence d'un albumen massif et l'existence de processus accélérés ; habituellement progressifs et assez lents chez la plupart des Labiées, les divers phénomènes de maturation de l'ovule seraient rapides et simultanés chez les *Thymus*.

Origanum vulgare L.

S'apparentant aux *Thymus* par leur morphologie externe, les *Origanum* peuvent aussi leur être étroitement comparés par la structure du péricarpe que S. Wagner (150) a fait connaître en prenant comme exemples l'*O. pulchrum* Boiss. et l'*O. Majorana* L. En ce qui concerne l'albumen et l'embryon, le genre n'a pas encore été étudié.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Son développement rappelle tout à fait celui des *Thymus* : la région la plus volumineuse, située entre le sac embryonnaire et l'appareil conducteur, est rapidement digérée par l'haustorium micropylaire (fig. 380) ; il n'y a pas de lobe différencié au sommet de l'ovule ; un tapis existe aux premiers stades du développement, mais il perd rapidement son activité, sauf sur la face du sac dirigée vers le raphé.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend deux chambres :

la chambre chalazienne jeune est bordée en grande partie par le tapis ; par la suite, elle s'accroît de façon sensible par multiplication et allongement des cellules du tégument ; de son côté, la chambre micropylaire s'agrandit des cavités creusées dans le tégument par le suçoir qu'elle renferme.

1. — Albumen. — Il est composé d'une masse centrale d'albumen proprement dit et de deux cellules haustoriales.

a) Albumen proprement dit. — Il est compris originairement dans la chambre chalazienne. En 377, il est composé d'environ six assises superposées de quatre cellules et possède, dans son ensemble, un aspect étiré ; les cellules sont grandes, les divisions nucléaires nombreuses. En 378, on retrouve les six assises, mais des segmentations longitudinales augmentent le nombre des cellules dans la région moyenne de l'albumen et donnent à ce dernier une forme sensiblement arrondie. En 379, les cellules se sont abondamment multipliées partout, sauf en bordure de la chambre micropylaire ; les cellules du tapis qui séparent encore l'albumen de la zone d'activité digestive de l'haustorium micropylaire sont presque résorbées. En 380, le tapis n'existe plus en tant qu'assise différenciée ; maintenant, l'albumen est directement bordé sur les trois quarts de sa périphérie, en direction du raphé, par l'haustorium micropylaire élargi.

A maturité, les *Origanum* ne conservent, de l'albumen, qu'une assise protéique (Guignard).

2. — Haustorium chalazien. — En 377, l'unique cellule est grande et ne renferme qu'un noyau, mais très gros, de $20\ \mu$ de diamètre dans sa plus grande dimension et de $13\ \mu$ dans sa plus petite ; le protoplasme est vacuolaire surtout dans la région de la cellule bordant l'albumen proprement dit. En 378, la cellule est encore uninucléée ; le noyau, maintenant sphérique, mesure 13 à $14\ \mu$ de diamètre, les vacuoles occupent toujours la même situation relativement à l'albumen. En 379, on observe, cette fois, deux noyaux mesurant $10\ \mu$ sur $15\ \mu$ et renfermant de petits nucléoles et de gros fragments épars de chromatine ; une vaste vacuole occupe toute la région cellulaire, limitant l'albumen proprement dit ; à cette époque, l'haustorium semble avoir perdu beaucoup de son activité. Aux stades jeunes d'albumen, je n'ai rencontré que des états uninucléés ; l'état binucléé figuré en 379 a-t-il été obtenu dès les premières segmentations de l'albumen ou après un état uni-

nucléé plus ou moins prolongé ? Il faudrait encore un grand nombre d'autres observations pour pouvoir répondre à la question.

3. — *Haustorium micropylaire*. — Il est unicellulaire en 377 ; les deux noyaux sont énormes ($19\ \mu$ de diamètre environ), les nu-

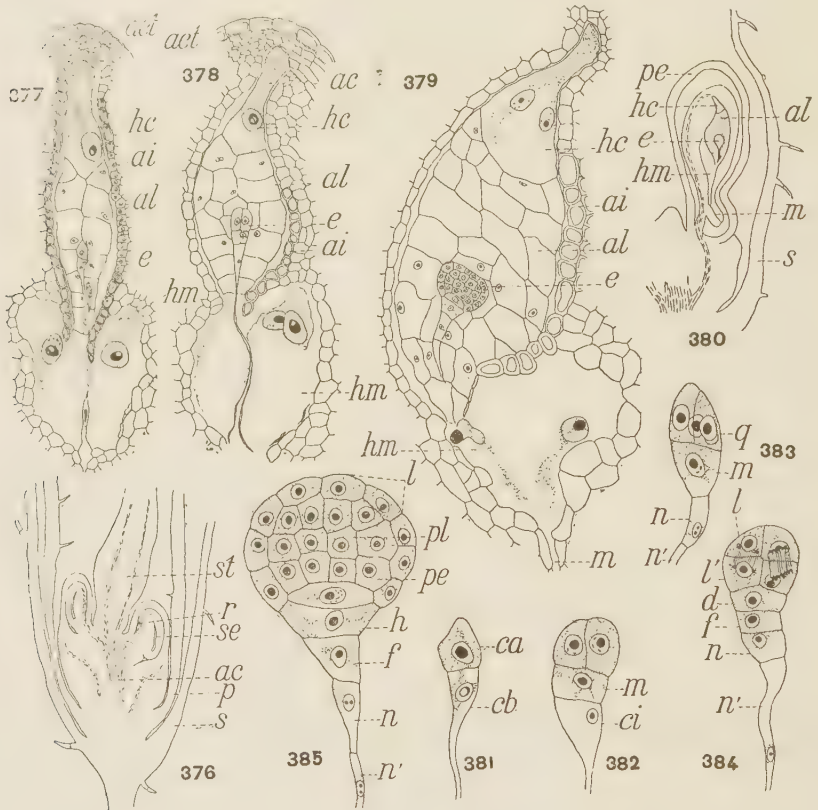


FIG. 376 à 385. — *Origanum vulgare* L. — Albumen et embryon : en 376 et 380, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 377, 378 et 379, sacs embryonnaires à divers stades ; en 382, tétrade régulière en T ; en 383, quadrants ; en 384, formation des octants ; en 385, différenciation des histogènes internes. G. : 28 pour 376 et 380 ; 200 pour 377, 378 et 379 ; 610 pour les embryons.

cléoles sont volumineux ; dans cet ovule, coupé perpendiculairement par rapport au plan de symétrie passant par le raphé, les noyaux sont logés de part et d'autre de l'albumen proprement dit, à l'entrée de la cavité creusée par l'haustorium dans le tégument avoisinant le raphé. En 378, on peut juger de l'aspect obtenu dans une coupe parallèle au plan de symétrie : les noyaux sont situés

de chaque côté de la chambre chalazienne, dans la zone d'influence digestive ; leur diamètre est toujours de 18 à 19 μ .

2. — Embryon. — Le jeune sporophyte est d'abord étriqué, son suspenseur est sinueux (fig. 377) ; par la suite, les segmentations sont très rapides comme chez les *Thymus*.

Le développement de l'embryon est tout à fait comparable à celui qui vient d'être décrit chez le *Thymus Serpyllum*.

Après formation du proembryon bicellulaire (fig. 381), apparaît une tétrade régulière en T (fig. 382) ; puis les éléments issus de la cellule apicale se divisent encore une fois longitudinalement, donnant quatre cellules quadrants (fig. 383). Le passage aux octants s'effectue régulièrement et la figure 384 permet d'assister aux cinèses dans deux des cellules quadrants ; le suspenseur comprend alors quatre cellules. Dans l'embryon représenté en 385, on peut reconnaître déjà le dermatogène, le périblème et le plérôme. La différenciation hypophysaire s'est effectuée selon le mode ordinaire, par division de la cellule supérieure *d* du suspenseur, à l'aide d'une cloison presque plane, s'insérant sur les parois inférieures du dermatogène.

En résumé, rien d'anormal ne peut être remarqué dans cet embryon dont le développement est celui du type *Mentha*, sinon la forme sinueuse du suspenseur et la ténuité de la cellule inférieure de la tétrade dont le noyau présente, du reste, dès son apparition, des signes marqués de dégénérescence.

CONCLUSIONS

Le développement de l'ovule des *Origanum* est très proche de celui des *Thymus* et les phénomènes sont à peu près comparables ; chez les *Origanum*, les divisions qui amènent l'ovule à l'état de graine semblent très rapides ; l'embryon et l'albumen se divisent hâtivement, tandis que l'haustorium digère les tissus du raphé, dès les premières segmentations de l'albumen, mettant ce dernier, sur une large surface, en communication directe avec l'appareil conducteur.

L'état fréquemment uninucléé de l'haustorium chalazien est une particularité intéressante, parce que rare chez les Labiées.

Conclusions générales sur les *Thyminae*.

D'après les exemples étudiés, les *Thyminae* sont caractérisées par les points suivants : la réduction de l'albumen, le développement

important de la cavité micropylaire, la mise en rapport direct de l'albumen et de l'appareil conducteur, l'absence de lobe tégumentaire au-dessus de la chalaze et le volume réduit de la graine adulte.

Le faible volume de l'ensemble embryonnaire, l'importance relative du faisceau nourricier et la formation d'une vaste chambre micropylaire qui met l'albumen et l'embryon largement en contact avec le raphé, constituent des avantages marqués pour une alimentation facile et directe de la plante en formation.

Les *Thyminae* peuvent donc être regardées comme une tribu assez évoluée parmi les Labiées, si l'on admet la réduction des organes accessoires comme un critérium d'évolution.

L'haustorium chalazien qui ne possède souvent qu'un seul mais volumineux noyau chez l'*Origanum vulgare*, peut être également considéré comme offrant les indices du stade terminal que peuvent atteindre les Labiées dans leur évolution phylogénétique (*).

Stachyoideae Menthinae.

Mentha viridis L.

Les recherches embryologiques sur les *Mentha* ont été très fréquentes, ces dernières années. Ce genre, qui ne comprend qu'un nombre restreint d'espèces pures, est particulièrement riche en hybrides ; à cet égard, l'importance des recherches cytologiques a attiré de tous côtés l'attention ; elle n'a pas échappé à Gams (56) qui, dans *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, s'est tout particulièrement expliqué sur ce point. A vrai dire, beaucoup de ces observations portent avant tout sur la formation du sac embryonnaire.

Du travail de Billings (13), publié en 1909, il ne reste que des données assez peu précises sur le *Mentha canadensis* ; K. Schnarf (98), par contre, expose avec netteté les résultats de ses recherches sur l'albumen du *M. austriaca* Jacq. à des âges différents ; il en donne des dessins très précis et conclut à la grande ressemblance de ce tissu avec celui des *Satureia* ; en 1927, Schürhoff, étudiant le *M. piperita*, le *M. spicata* var. *lampreilema* Briqu. (*M. viridis* L.) et le *M. silvestris* conclut à un développement sensiblement analogue à celui du *M. austriaca* (105) ; Himmelbaur et Hindes (59) fournissent, en 1928, des indications sur les divisions de l'albumen du *M. aquatica* ; ils donnent la figure d'une graine adulte du *M. piperita* et un tableau systématique des premiers cloisonnements de l'albumen ; Wolf (156) indique, en 1929, que l'albumen correspond au type normal des Labiées, chez le *M. piperita* ; la même année, Lietz (78) résume les travaux entrepris jusqu'alors et décrit le développement de l'albumen chez le *M. aquatica* L., le *M. longifolia* (L.) Hudson ; pour ce qui concerne le *M. arvensis* et le *M. verticillata*, il ne donne pas de renseignements sur le développement

(*) Voir, à ce sujet, Glisic (42) à propos de l'*Haberlea rhodopensis*.

ultérieur du sac embryonnaire, ni sur sa structure à l'état adulte ; enfin, Ruttle (91), en 1931, publie encore des études cytologiques et embryologiques sur le genre *Mentha*.

La marche des segmentations de l'embryon du *M. viridis* L. a été suivie très exactement par R. Souèges (124), jusqu'à la différenciation définitive des régions sur le corps de l'embryon adulte.

La structure des parois du fruit de cinq espèces a été établie par S. Wagner (150) : l'épicarpe contient du mucilage, le péricarpe présente, dans son ensemble, une certaine parenté avec celui des *Horminum*.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Comme chez les *Thyminae*, il se développe entre le hile et la chalaze et forme un tissu un peu épais entre l'appareil conducteur et le sac embryonnaire ; cette région épaissie est digérée très rapidement par le suçoir logé dans la chambre micropylaire du sac.

Chez les *Mentha*, comme chez les *Thyminae*, il existe un tégument interne différencié ou tapis.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est comparable, dans son aspect et dans son développement, à celui des *Thymus*. De la chambre micropylaire de taille assez réduite, part, en 386, un diverticule qui s'enfonce dans la région du raphé, en remontant vers la chalaze. Ce phénomène aboutit à la disparition quasi-totale du tégument situé en bordure de l'appareil conducteur (fig. 388 et 389) et agrandit de façon considérable le volume de la chambre micropylaire. La chambre chalazienne s'accroît également, mais dans les limites d'un tapis assez persistant ; son développement amène l'écrasement des cellules du tégument situées dans la région opposée au raphé.

1. — Albumen. — Ruttle a montré que les premiers cloisonnements étaient comparables à ceux que décrit Schnarf pour le type *Brunella* ; mais déjà, Himmelbaur et Hindes avaient donné, peu avant, un schéma d'après lequel la première paroi est transversale ; dans la cellule chalazienne, seul le noyau se divise ; dans la cellule micropylaire, la première cloison est longitudinale ; la division transversale des deux cellules filles obtenues différencie l'haustorium micropylaire d'une part, les deux cellules initiales de l'albumen proprement dit d'autre part.

a) Albumen proprement dit. — Il est formé en 386 de deux

étages de deux cellules dont deux seulement sont visibles sur la figure. En 387, il comprend cinq étages toujours de deux cellules, devenues plus vacuolaires. En 388, les éléments de l'albumen sont en nombre bien plus élevé, mais ils sont encore peu abondants comparativement à ceux de l'embryon, que leur multiplication intense rapproche du sporophyte des *Thymus*. L'albumen est

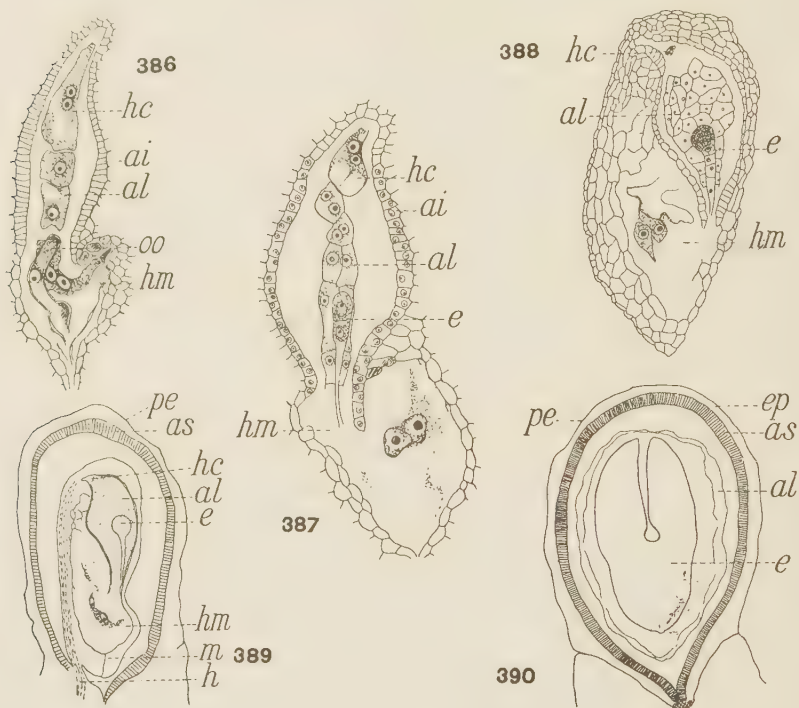


FIG. 386 à 390. — *Mentha viridis* L. — Albumen : de 386 à 388, détails de l'albumen à divers stades du développement de l'ovule ; en 389 et 390, coupes longitudinales schématiques de carpelles. G. : 68 pour 389 et 390 ; 100 pour 388 ; 320 pour 386 et 387.

toujours limité par le tapis, non seulement en 388, mais encore au stade un peu plus âgé figuré en 389. En 390, dans une graine adulte, il ne persiste plus, sur le pourtour de l'embryon, qu'un peu d'albumen constitué par l'assise périphérique, comme j'ai déjà indiqué L. Guignard (51).

b) Haustorium chalazien. — Une seule cellule allongée, terminée en pointe du côté de la chalaze, contient, en 386, deux noyaux de volume égal à celui des autres noyaux d'albumen ; le protoplasme commence à se vacuoliser dans la région proche de l'albumen pro-

prement dit. En 387, la base de la cellule en contact avec l'albumen proprement dit s'est gonflée et comprend deux vastes vacuoles ; les noyaux conservent sensiblement la même taille. En 388, quelques débris protoplasmiques et nucléaires indiquent seulement l'emplacement primitif de la cellule haustoriale ; aussi, l'activité du suçoir chalazien n'est-elle pas fort durable.

c) Haustorium micropylaire. — D'après les divers auteurs, il comprend à l'origine deux cellules séparées par une cloison longitudinale et s'ouvrant sur la chambre micropylaire. En 386, la fusion s'est déjà opérée dans la chambre micropylaire ; le protoplasme est très abondant, non vacuolaire et pousse une pointe vers la région du raphé en direction de la chalaze. A ce niveau, l'extrémité du suçoir s'insinue entre les cellules et amène leur destruction progressive. En 387, la digestion cellulaire est devenue intense ; les noyaux, de forme irrégulière, ont un diamètre moyen de 12μ ; ils sont situés, ainsi que le protoplasme, dans la cavité produite par la digestion des tissus.

En 388 et 389, la destruction des tissus est telle qu'il n'existe presque plus de tégument en bordure de l'appareil conducteur ; les noyaux ont encore une forme plus curieuse : de contour assez mal délimitable, ils ont une extrémité arrondie, tandis que l'autre forme une pointe allongée ; le protoplasme est devenu rare. On constatera que l'activité digestive du suçoir a respecté l'assise épithéliale ou tapis qui reste accolée à l'albumen proprement dit. En 390, à l'état adulte, on ne trouve plus trace de la cellule haustoriale.

2. — Embryon. — R. Souèges a suivi rigoureusement les différents stades du développement de l'embryon. Il a établi que les divisions sont très régulières et que les processus sont analogues à ceux qui ont été décrits au sujet des Crucifères. La différenciation hypophysaire est assez précoce ; elle se produit quand le suspenseur n'est encore constitué que par quatre cellules.

Chez le *M. piperita*, les cotylédons sont pourvus, d'après Himmelbaur et Hindes, de deux lobes latéraux réfléchis sur la radicule ; le *M. viridis* ne présente rien de semblable (fig. 390).

CONCLUSIONS

Les *Mentha* sont excessivement voisins des *Thyminae*, tant par le mode de développement de l'embryon que par l'aspect et le mode

de développement de l'albumen et du tégument. On peut cependant noter chez les *Mentha* que la durée de l'haustorium chalazien est encore plus réduite, que le tapis, sans présenter les caractères d'une bien grande activité, persiste très longtemps et que l'activité digestive du suçoir micropylaire s'exerce plus rapidement et plus complètement que chez les *Thymus* et les *Origanum*.

D'après les études de Billings (13) et de Ruttle (92), les *Lycopus* sont très voisins des *Mentha*.

Les *Menthinae* formeraient, comme les *Thyminae* et pour les mêmes raisons, une sous-tribu très évoluée des Labiées.

Stachyoideae Perillinae.

Perilla arguta Benth.

Cette étude tire un intérêt tout spécial du fait qu'il n'a été publié jusqu'alors aucun détail sur l'albumen et l'embryon des *Perilla*.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Dans les jeunes ovules, il est déjà très développé dans la région du raphé (fig. 391). A des stades âgés, il prend de plus un certain développement sur la face opposée de l'ovule, comme l'indique la figure 396. Le tégument est activement digéré par l'albumen en voie de croissance (fig. 396) qui laisse cependant persister quelques assises dans la graine adulte (fig. 399).

Il existe chez les *Perilla* une assise tégumentaire interne différenciée ou tapis ; elle est courte autour du sac embryonnaire non fécondé et n'entoure que la moitié inférieure de la chambre chalazienne (fig. 392). En 393, il en est de même et l'on constate que la moitié de la chambre chalazienne non limitée par l'assise épithéliale est occupée par une vaste cellule à caractère haustorial ; le tapis déborde nettement autour de la chambre micropylaire qui est séparée de la chambre chalazienne par un étranglement marqué. Le stade figuré en 394 suit de très près celui que représente la figure 393 ; à ce stade, le tapis présente des symptômes de dégénérescence caractérisés surtout par l'étirement de ses cellules. Le tapis n'est plus identifiable en 395.

B. — Le sac embryonnaire. — Au moment de la fécondation, il comprend deux chambres délimitées par un étranglement ; la

chambre chalazienne est plus allongée et plus vaste. Elle abrite les premières segmentations de l'albumen et accroît d'abord son volume par agrandissement et multiplication de ses cellules de bordure (fig. 393 et 394) ; par la suite, une vaste cavité digestive

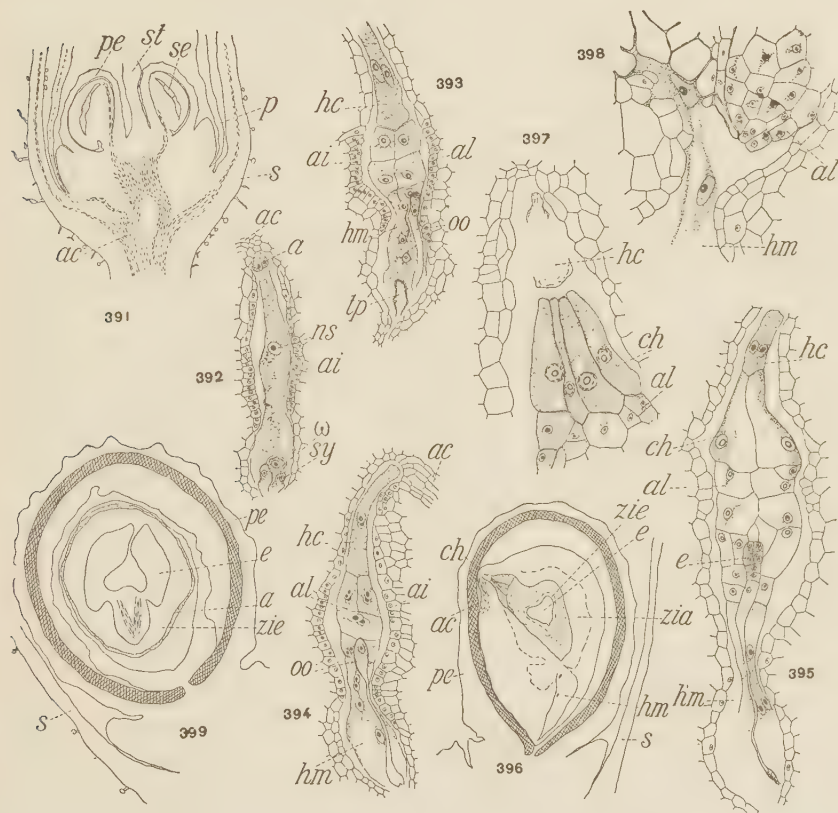


FIG. 391 à 399. — *Perilla arguta* Benth. — Albumen : en 391, 396, schémas de carpelles ; en 399, graine ; en 392, sac embryonnaire avant fécondation ; en 393, 394 et 395, quelques stades du développement de l'albumen ; en 397, région chalazienne de l'albumen ; en 398, intervention des noyaux du suçoir micropylaire dans la digestion des téguments ovulaires. G. : 20 pour 391, 396 et 399 ; 115 de 392 à 395 ; 130 pour 398 ; 150 pour 397.

se forme autour de l'albumen, brisant les limites primitives de la chambre chalazienne et débordant les limites supérieures de la chambre micropylaire (fig. 396).

1. — Albumen. — Au moment de la fécondation, les antipodes sont déjà en voie de disparition ; le noyau secondaire est situé dans la partie médiane de la chambre chalazienne ; dans la chambre

micropylaire, l'oosphère est flanquée de deux synergides (fig. 392).

Après quelques divisions, l'albumen comprend deux haustoriums et l'albumen proprement dit.

a) Albumen proprement dit. — Il est formé de deux étages superposés de deux cellules en 393. En 394, il présente trois étages et l'étage supérieur comprend quatre cellules particulièrement allongées. En 395, les divisions ont continué de se produire longitudinalement et transversalement, sauf dans l'étage supérieur ; dans ce dernier, les cellules ont pris le caractère haustorial ; elles se sont agrandies de façon considérable en hauteur et en largeur, leur protoplasme et leurs noyaux occupent les parois latérales qui longent les limites du sac ; les noyaux allongés ont des dimensions de $11\ \mu$ sur $17\ \mu$ au maximum. Le schéma figuré en 396 permet de constater quel volume important atteint, dans un ovule âgé, la zone différenciée près de la chalaze, à partir des quatre cellules précédentes ; de plus, les assises tégumentaires limitant l'albumen proprement dit sont disparues sur toute sa périphérie, sauf autour des cellules à caractère haustorial. En 397 et 398, ont été représentés les aspects détaillés de la région chalazienne et de la région micropylaire, quand débute la digestion du tégument. La région chalazienne est formée d'un assez grand nombre de cellules (huit en moyenne) à protoplasme peu vacuolaire et à très gros noyaux, de diamètre égal à $16\ \mu$ environ ; ce développement considérable coïncide avec la disparition de l'haustorium chalazien ; les cellules qui sont sous-jacentes à l'appareil chalazien de l'albumen proprement dit et qui bordent le raphé ont également un protoplasme plus dense et des noyaux plus volumineux. La région avoisinant l'haustorium micropylaire est formée de cellules plus petites à la limite même du suçoir ; certaines de ces cellules semblent posséder deux noyaux. Semblable fait a été constaté par Schnarf (98) en bordure de l'haustorium micropylaire des *Scutellaria* ; il est probablement en relation avec l'activité de la cellule haustoriale.

Il ne persiste, à l'état adulte, qu'une mince couche d'albumen (fig. 399).

c) Haustorium chalazien. — Aux jeunes stades d'albumen, l'haustorium chalazien est très développé ; il atteint une longueur de $130\ \mu$ en 394, soit le tiers de la longueur totale du sac qui est de $390\ \mu$ environ ; le protoplasme est finement vacuolaire, les noyaux sont assez peu volumineux. En 395, le contour des noyaux ne tranche pas sur le protoplasme de la cellule ; seuls, les nucléoles,

sont encore nettement visibles. En 397, des lambeaux de protoplasme persistent au niveau du suçoir ; la disparition de l'haustorium coïncide avec le développement le plus intense des formations chalaziennes différenciées par l'albumen proprement dit.

d) *Haustorium micropylaire*. — Il comprend à l'origine deux cellules qui se fusionnent par la base dans la chambre micropylaire (fig. 393 et 394). On observe rapidement quatre noyaux dans l'haustorium ; de ces noyaux, deux restent dans la chambre chalazienne et continuent vraisemblablement à être séparés par une cloison longitudinale (le passage du tube du suspenseur gêne beaucoup les observations à ce sujet) ; les deux autres noyaux émigrent dans la chambre micropylaire. Ainsi, l'haustorium se montre délimitable en deux régions séparées par l'étranglement du sac embryonnaire (fig. 395). En 398, les noyaux situés dans la région supérieure interviennent visiblement dans la digestion du tégument ovulaire situé en bordure de l'albumen proprement dit ; l'un de ces noyaux est enfoncé entre des cellules du tégument ; il est inclus dans un protoplasme dense et semble insinuer des pseudopodes entre les cellules ; la digestion sépare d'abord les cellules qui sont ensuite résorbées. En 396, les phénomènes digestifs atteignent un degré d'importance considérable ; à partir de la chambre micropylaire, une vaste cavité s'est creusée, entourant l'albumen proprement dit ; il est évidemment difficile de juger si les destructions sont toutes à rapporter à l'haustorium micropylaire, ou si l'albumen, et particulièrement sa région différenciée à caractère haustorial, y joue également un rôle.

2. — *Embryon*. — Le développement de l'embryon s'apparente à celui des *Capsella*. Les tétrades en T figurées en 401 et 401 a appartiennent au type régulier ; elles sont remarquables seulement par l'abondance du protoplasme au sein des divers blastomères. Les octants sont disposés régulièrement (fig. 395). Le dermatogène, le périblème et le plérome se constituent normalement (fig. 403 et 404), à l'exception de quelques divergences qui semblent pouvoir se produire dans la partie cotylée, pour le dermatogène : il est à peu près certain que des cloisons anticlines horizontales apparaissent fréquemment, au lieu des cloisons périclines normales chez les Labiées ; cela explique la présence apparente de deux étages de cellules à ce niveau, dans beaucoup de cas (fig. 406 et 407). L'hypophyse, sauf de rares exceptions où elle s'individualise par une cloison transversale s'insérant en partie sur le dermatogène (fig. 402), se

différencie par cloisonnement vertical de la cellule supérieure *d* du suspenseur. On observe, par la suite, deux étages superposés dans lesquels l'étage supérieur comprend, lors des premières divisions, deux fois plus de cellules que l'étage inférieur (fig. 404 à 406).

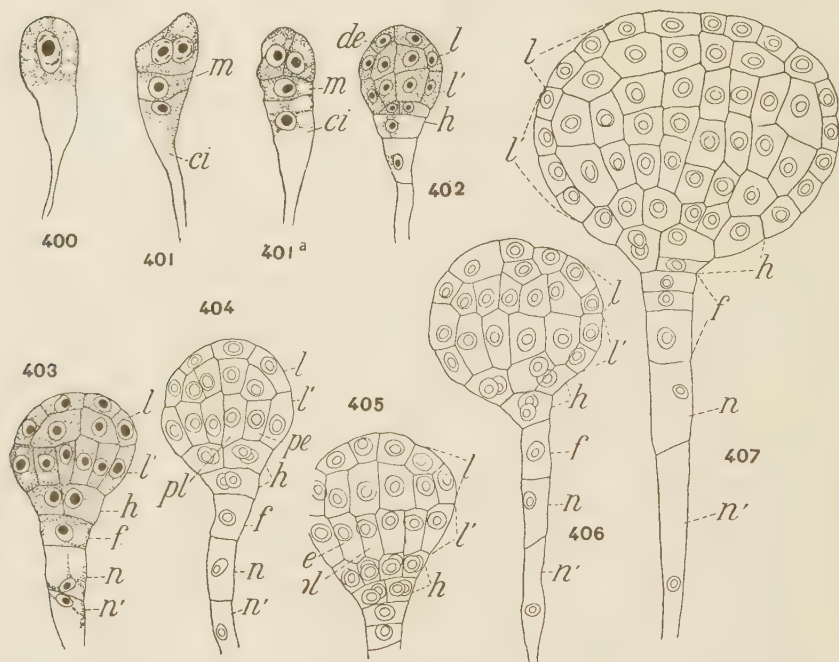


FIG. 400 à 407. — *Perilla arguta* Benth. — Embryon : en 401 et 401 a, tétrades ; de 402 à 407, différenciation des histogènes. G. : 410.

Ces caractères rapprochent beaucoup l'embryon des *Perilla* de celui des *Ramondia* qui fera l'objet de descriptions ultérieures.

L'embryon adulte présente des cotylédons très arqués et lobés latéralement (fig. 399).

CONCLUSIONS

Les *Perilla* ont un mode de développement très proche de celui des *Menthinae*, en ce sens que l'accroissement de l'ovule et, par suite, de l'albumen, s'effectue entièrement entre le hile et la chalaze.

La digestion du tégument intervient comme chez les *Melissa*, non seulement le long du raphé, mais aussi sur tout le pourtour de l'albumen proprement dit ; mais, ce phénomène est tardif et le système d'alimentation par la chalaze est plus actif que chez les

Menthinae et les *Thyminae* et également plus durable. Quand l'haustorium chalazien disparaît, il est très probable, d'après leur aspect et leur position, que les formations à caractère haustorial de l'albumen proprement dit jouent un rôle de remplacement.

Conclusions générales sur les *Perillinae*.

D'après certains caractères tirés de l'étude des *Perilla*, on pourrait attribuer aux *Perillinae* une place parmi les Labiées les plus évoluées ; elles le mériteraient par le rapport albumen-embryon aux divers stades de la croissance et par le grand développement de l'haustorium micropylaire.

Cependant, si la simplification des organes doit être considérée comme un caractère évolutif, les *Perillinae* du type *Perilla* sont moins évoluées que les *Mentha* et les *Thymus*. L'haustorium micropylaire est polynucléé, chacun des deux noyaux semble spécialisé dans une fonction déterminée ; l'appareil haustorial chalazien se complique, en outre, d'un dispositif de remplacement pluricellulaire et encombrant, engendré par l'albumen proprement dit.

Quant à l'embryon, il présente des caractères nettement primitifs, si l'on tient compte du mode de segmentation de sa région cotylée.

Conclusions générales sur la tribu des *Stachyoideae*.

Les recherches effectuées sur l'embryologie des *Stachyoideae* ont donné des résultats très intéressants. On peut distinguer deux formes du sac embryonnaire, selon qu'il possède une chambre micropylaire, réduite, avant fécondation ou, au contraire, une chambre micropylaire développée ; dans le second cas, la chambre chalazienne est, d'ordinaire, fort petite. Au type à chambre micropylaire réduite correspondent les *Nepeteae*, les *Brunellinae*, les *Melittinae* du genre *Melittis*, les *Salviae* de la série *Salvia mellifera*, les *Melissinae*, les *Thyminae*, les *Menthinae* et les *Perillinae* ; au contraire, les *Melittinae* du genre *Physostegia*, les *Marrubieae* et les *Lamiinae* répondent à l'autre type.

D'autre part, on peut établir une distinction parmi les *Stachyoideae*, selon qu'il se forme ou non un lobe tégumentaire important au-dessus du niveau de la chalaze, offrant un tissu de réserve à l'albumen en voie de croissance ; chez les *Marrubieae*, et les *Lamiinae*, ce lobe est très important, mais des cas intermédiaires s'observent chez les *Nepeteae*, les *Brunellinae*, les *Melittinae*, les *Sal-*

vieae. Dans les premières tribus, l'haustorium chalazien se trouve situé finalement à la base de l'albumen, alors que, dans les autres tribus, il se trouve placé plus ou moins latéralement par rapport à l'albumen subadulte. Par les *Marrubieae* et les *Lamiinae*, les *Stachyoideae* sont assez voisines de la tribu des *Prasioideae*. Au contraire, les autres sous-tribus se rapprochent nettement, en dépit de caractères évolutifs très marqués, des *Ajugoideae* du type *Teucrium*. Par les *Brunellinae*, les *Stachyoideae* sont proches également de la tribu voisine des *Ocimoideae*, tandis que Junell a établi que les *Pogostemoneae*, sous-tribu des *Stachyoideae*, présentent des caractères nettement primitifs qui ne se retrouvent pas dans les autres sous-tribus.

Les *Salvieae*, les *Melissinae*, les *Thyminae* et les *Menthinae* constituent un groupe assez homogène et les *Melissinae* possèdent des espèces qui constituent une transition entre le *Salvia Sclarea*, par exemple, dont le tégument ovulaire s'accroît assez fortement au-dessus de la chalaze et les *Mentha* dont le tégument ne participe pratiquement pas à la nutrition de l'albumen.

Il est intéressant de comparer les résultats de cette étude à ceux que Junell et Guignard ont obtenus avec les *Hormineae*, les *Lepechinieae* et les *Hyssopinae*.

a) *Hormineae*. — Espèce étudiée par Junell : *Horminum pyrenaicum* L. — Le développement de l'ovule ressemble beaucoup à celui des *Salvia* ; le lobe ovulaire supérieur est, en particulier, bien développé. Les *Horminum* diffèrent des *Salvia* par la création, à partir du suçoir chalazien, d'un diverticule s'enfonçant profondément dans l'appareil conducteur.

b) *Lepechinieae*. — Espèce étudiée par Junell : *Lepechinia spicata* Wild. — Les renseignements sont peu abondants ; cependant, on peut en déduire que le développement de l'ovule s'effectue entre hile et chalaze, que les haustoriums sont peu développés, que l'albumen proprement dit différencie en bordure du suçoir chalazien des cellules qui doivent se substituer à ce dernier.

c) *Hyssopinae*. — Espèce étudiée par Guignard : *Hyssopus officinalis* L. — L'espèce appartient aux *Stachyoideae* à chambre micropylaire développée, à chambre chalazienne primitivement tubuleuse et réduite. L'albumen se développe entre hile et chalaze, le lobe tégumentaire est très réduit et les tissus qui bordent le micropyle sont assez volumineux. L'haustorium micropylaire agit vraisemblablement peu sur le tégument avoisinant.

En se plaçant au point de vue de l'embryon, les caractères les plus primitifs ont été observés chez les *Marrubium*, mais les *Glechoma* et les *Nepeta* présentent également quelques irrégularités dans les processus de segmentation, qui ne permettent guère de les considérer comme très évolués. Les caractères sont primitifs chez les *Melittinae*.

Enfin, fait exceptionnel en embryologie, il existe deux types de développement totalement différents des embryons de *Stachyoideae*; cette importante constatation pose la question de l'origine phylogénétique des Labiées.

e) TRIBU DES *OCIMOIDEAE*

Les *Ocimoideae* constituent, d'après Briquet (20), un groupe morphologiquement, géographiquement et biologiquement très naturel, mais qui ne peut être que difficilement limité au voisinage des *Stachyoideae* *Pogostemoneae*.

Les *Ocimoideae* ont des caractères semblables à ceux des *Stachyoideae*, mais elles en diffèrent par les étamines infléchies en avant. L'embryologie de la tribu est assez bien connue et un représentant, au moins, de chaque tribu a été étudié jusqu'ici. En voici la liste :

1. *Ocimoideae Hyptidinae*.

Hyptis pectinata (L.) Poit. S. Junell (68), 1937

2. *Ocimoideae Plectranthinae*.

Plectranthus Oertendahlia Th. Fr. jr S. Junell (68), 1937

3. *Ocimoideae Moschosminae*.

Moschosma polystachyum (L.) Benth. S. Junell (68), 1937

Ocimum Sellowii Benth. — —

Ocimum Basilicum L. P. Crété, 1942

Avant ce dernier travail sur l'*O. Basilicum*, il n'existait cependant aucune donnée sur l'embryon.

Ocimum Basilicum L.

S. Junell (68) a traité de l'histologie du sac embryonnaire de l'*O. Sellowii* Benth., mais sans insister sur les détails de structure et sans donner de figures; les renseignements sont donc faibles sur ce genre, cependant important, puisqu'il groupe une soixantaine d'espèces. Les parois du fruit de l'*O. canum* Sims., de l'*O. viride* Willd. et de l'*O. sanctum* L. ont été étudiées par S. Wagner (150).

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument est déjà épais dans les ovules jeunes, face au sac embryonnaire et au-dessus de lui. Par la suite, il se développe entre le hile et la chalaze ; accessoirement, au-dessus du niveau de la chalaze, un lobe tégumentaire finit par atteindre le tiers de la longueur de l'ovule.

La digestion du tégument par l'albumen débute au niveau de la chambre micropylaire et, surtout, de la chambre chalazienne.

Il existe un tapis assez persistant ; il n'y a pas d'hypostase.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend deux chambres de tailles sensiblement égales en 409. Par la suite, c'est la chambre micropylaire qui s'accroît principalement jusqu'au moment où l'albumen, brisant le tapis, envahit non seulement les cavités creusées dans le tégument voisin (fig. 410), mais aussi la chambre micropylaire (fig. 412).

1. — Albumen. — On retrouve chez les *Ocimum* les trois régions de l'albumen qui sont fondamentales chez les Labiées.

a) Albumen proprement dit. — En 409, il comprend deux étages de deux cellules. Dans les deux éléments supérieurs, les parois opposées au raphé sont bombées et très développées. En 410, le tapis existe encore, sauf dans la région du raphé ; une digestion abondante du tégument se produit en bordure de l'albumen, tant à son sommet qu'à l'opposé du raphé.

Jusqu'à un stade déjà avancé de la séminogenèse, le développement de l'albumen s'effectue beaucoup plus en largeur qu'en hauteur.

En 412, l'albumen proprement dit a brisé les limites que lui imposait le tapis, il a envahi les cavités creusées dans le lobe tégumentaire et débordé de plus largement sur la chambre micropylaire.

En conclusion, le développement de l'albumen se produit d'abord face à la chalaze, puis au-dessus de son niveau ; mais étant donné la faible extension du lobe tégumentaire par rapport à la longueur du sac, ces phénomènes sont nettement moins importants que l'allongement final de l'albumen qui s'effectue aux dépens de la chambre micropylaire.

D'après L. Guignard, la graine adulte est exalbuminée : il ne persiste que l'assise protéique.

b) *Haustorium chalazien*. — En 409, la cellule chalazienne renferme deux gros noyaux dans un protoplasme assez abondant. En 411, les noyaux tendent à se fragmenter et donnent l'impression d'être au nombre de quatre, étroitement accolés ; l'haustorium chalazien a créé une sorte de diverticule dans le tissu de l'appareil

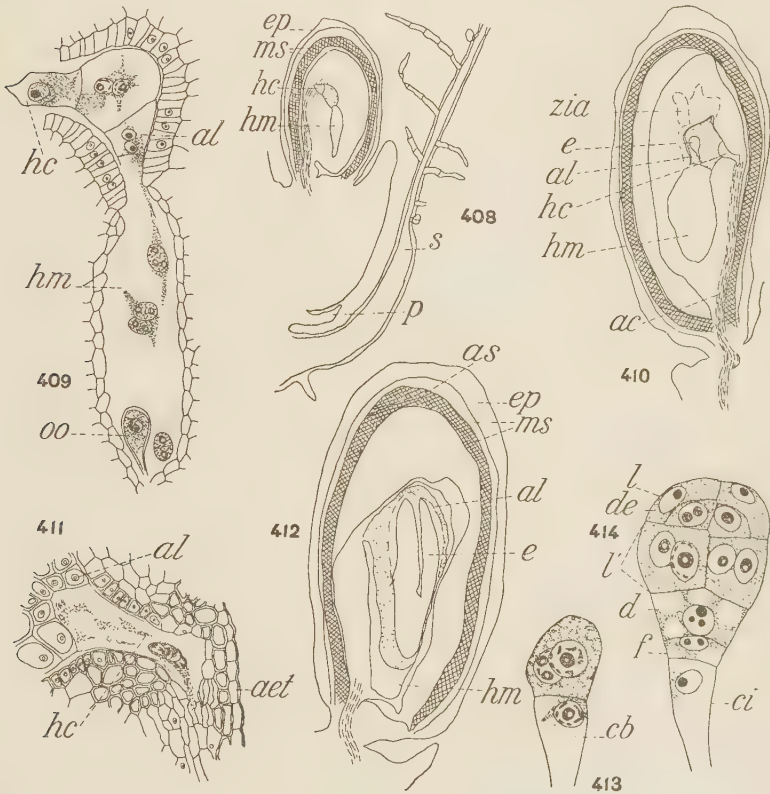


FIG. 408 à 414. — *Ocimum Basilicum* L. — Albumen et embryon : en 408, 410 et 412, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 409, premiers cloisonnements de l'albumen ; en 411, haustorium chalazien très grossi ; en 413 et 414, premiers stades du développement de l'embryon. G. : 26 pour 410 et 412 ; 40 pour 408 ; 200 pour 409 et 411 ; 410 pour 413 et 414.

conducteur, mais cette digestion n'est pas importante et il ne se crée pas de tube comme chez les *Sideritis* par exemple.

c) *Haustorium micropylaire*. — Il renferme rapidement quatre noyaux volumineux de forme ovale, pourvus généralement de deux nucléoles, parfois de trois (fig. 409) ; il exerce une action digestive importante sur le tégument de la chambre micropylaire.

2. — Embryon. — L'embryon se développe selon le type *Glechoma*. Successivement, on peut reconnaître le stade précédant les quadrants (fig. 413) et le début de la formation du dermatogène (fig. 414). La figure 415 permet d'identifier le dermatogène, le périblème et le plérôme.

Dès ces premiers stades, on remarquera particulièrement que les

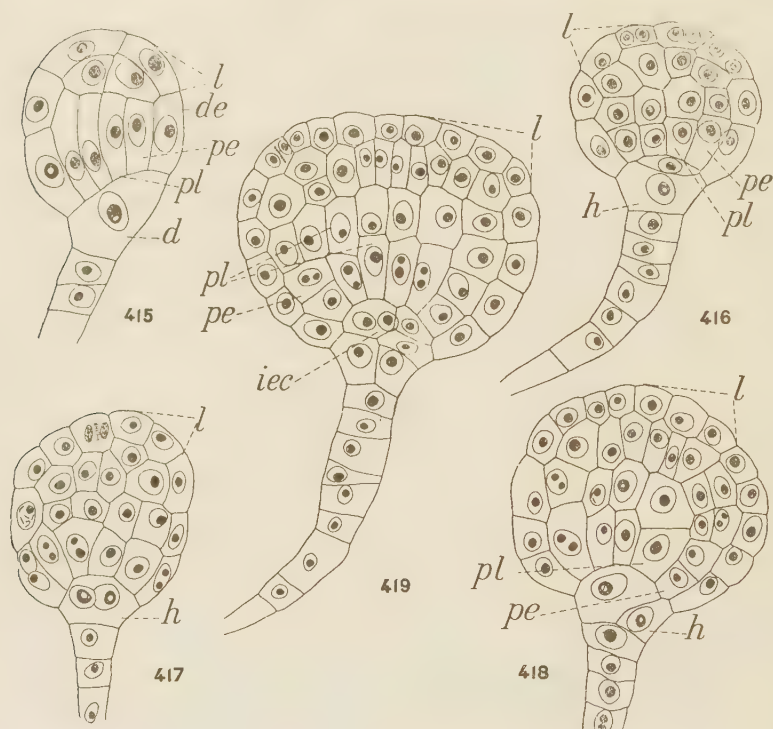


FIG. 415 à 419. — *Ocimum Basilicum* L. — Embryon (suite) : différenciation des histogènes. G. : 400.

embryons sont très volumineux, plus volumineux qu'en aucun autre cas chez les Labiées ; les noyaux ont une taille considérable, sont riches en chromatine et les cinèses sont fréquentes ; enfin, le suspenseur est court et ses noyaux, de volume important, présentent souvent plusieurs nucléoles.

La différenciation de l'hypophyse est tardive : elle s'effectue généralement par segmentation longitudinale de la cellule *d* (fig. 417 et 418), mais aussi par formation d'une cloison courbe s'insérant sur les parois inférieures des cellules de l'hypocotyle (fig. 416) ; le cloisonnement longitudinal de *d* s'observe à titre

exceptionnel chez la plupart des Labiées et, plus régulièrement, chez les *Perilla*, les *Melissa* (cf. p. 139 et 159) et quelques autres genres. Le suspenseur *sensu stricto* finit par compte neuf cellules ; il est toujours incurvé, ce qui est rare chez les Labiées.

CONCLUSIONS

Il est assez facile d'assimiler les faits constatés à ceux qui ont été observés chez les autres Labiées. D'abord, la croissance s'effectue, comme chez les *Ajugeae*, par intervention de l'activité digestive de l'haustorium chalazien et de l'haustorium micropylaire ; rapidement, le lobe tégumentaire et les tissus situés latéralement par rapport à la chambre chalazienne se creusent de cavités. Il est difficile de savoir s'il s'agit là d'une activité de l'haustorium micropylaire ou du tapis ; je crois plutôt qu'un rôle important doit être attribué au tapis dans ces phénomènes de digestion du tégument autour de la chambre chalazienne. En effet, l'activité du suçoir micropylaire ne paraît pas dirigée dans ce sens, celle du suçoir chalazien est faible à cette époque et l'albumen proprement dit est séparé des tissus digérés par les cellules du tapis encore bien conservées.

Seulement, le lobe tégumentaire ne prend pas une grande extension ; aussi l'albumen continue-t-il son développement au-dessous du niveau de la chalaze en remplissant l'importante chambre micropylaire et en détruisant la cellule haustoriale que cette dernière contient.

Ce mode de croissance, d'abord en hauteur aux dépens d'un lobe ovulaire, puis ensuite aux dépens d'une vaste chambre micropylaire est à rapprocher de celui que j'ai décrit chez le *Prasium majus*.

Les observations de S. Junell sur l'*O. Sellowii* et ses conclusions sont très voisines de celles que j'ai présentées au sujet de l'*O. Basilicum* ; les différences portent avant tout sur le nombre des noyaux dans le suçoir micropylaire (il peut y avoir plus de quatre noyaux chez l'*O. Sellowii*) et l'absence de rôle que Junell attribue au tapis dans les phénomènes de nutrition.

Conclusions générales sur les *Ocimoideae*.

Si les *Ocimoideae* se rapprochent des *Pogostemoneae* par leurs caractères morphologiques externes, les données embryologiques les en éloignent nettement. L'haustorium micropylaire pluricel-

lulaire, rapidement avorté, de l'*Elsholtzia cristata* Willd., celui, relativement petit et également pluricellulaire, du *Pogostemon Patchouli* Pell. doivent être considérés comme constituant des caractères primitifs, alors que les *Ocimoideae* sont des Labiées nettement évoluées, proches des *Prasioideae* et des *Brunellineae*. Si l'on compare, d'autre part, les grandes lignes du développement des *Ocimum* à celles que Junell observe chez les *Hyptis*, les *Plectranthus* et les *Moschosma*, on constate une similitude remarquable qui permet de faire des *Ocimoideae* un groupe parfaitement homogène ; chez tous les genres étudiés, on retrouve l'haustorium chalazien binucléé fugace, le tapis très net, généralement assez persistant, et l'haustorium micropylaire vaste, renfermant de deux à quatre noyaux selon les espèces. L'accroissement de l'albumen s'accompagne toujours d'une digestion précoce du tégument.

2. — VERBÉNACÉES

A propos des *Ajugoideae*, on a déjà fait état des difficultés qui s'opposent à une délimitation nette des Verbénacées et des Labiées. Ces deux familles sont, en effet, unies par des liens de parenté très étroits, si bien qu'à la suite d'un important travail S. Junell (67) a pu proposer tout récemment un remaniement complet de la classification des Verbénacées.

D'après les connaissances acquises à ce jour, on peut résumer ainsi le développement typique de l'albumen des Verbénacées : il ne s'accroît pas au-dessus du niveau de la chalaze, il est caractérisé par l'existence d'un tissu fortement allongé, très volumineux par rapport au jeune proembryon, et de deux haustoriums terminaux, isolés lors des premiers stades du cloisonnement et d'origine endospermique comme chez les Labiées ; le nombre des cellules chalaziennes peut atteindre quatre, mais il n'existe fréquemment qu'une cellule plurinucléée ; les cellules micropylaires sont au nombre de deux, à l'origine ; elles se multiplient généralement, mais de façon variable selon les espèces. Ce type « Verbénacée » se rencontre chez les *Euverbenaceae* et les *Lantaneae*, de la tribu des *Verbenoideae* ; par contre, les tribus des *Viticoideae*, des *Symphoremoideae* et des *Avicennioideae* ont en général un nombre très réduit de cellules haustoriales dont l'action destructrice s'exerce avec intensité sur le tégument ; ces caractères les rapprochent des Labiées évoluées.

Le *Clerodendron ugandense* se singularise par l'absence vraisemblable des haustoriums chalazien et micropylaire.

C'est Junell qui a apporté la contribution la plus importante à la connaissance de l'albumen chez les Verbénacées. Les espèces étudiées sont les suivantes :

Tribu des *Verbenoideae*.

***Euverbeneae*.**

<i>Verbena</i>	W. Hofmeister (61), 1858
— <i>angustifolia</i> Mchx.	} M. Kanda (69), 1920
— <i>stricta</i> Vent.	
— <i>hastata</i>	
— <i>officinalis</i> L.	K. Schnarf (101), 1925
— —	R. Souèges (131), 1935
— —	P. Crété 1942
— <i>hispida</i> Ruiz et Pav.	} S. Junell (67), 1934
— <i>canadensis</i> (L.) Britt.	
— <i>seriphioides</i> Gill. et Hook.	

***Lantaneae*.**

<i>Stachytarpheta dichotoma</i> (Ruiz et Pav.)	} S. Junell (67), 1934
Vahl	
— <i>angustifolia</i> (Mill.) Vahl...	
<i>Bouchea incrassata</i> Lge	}
<i>Lippia lycioides</i> Steud.	
<i>Lantana camara</i> L.	} P. Crété, 1942
—	

Tribu des *Viticoideae*.

***Clerodendreae*.**

<i>Clerodendron trichotomum</i>	F. Duffas (35), 1930
— <i>fallax</i> Lindl.	} S. Junell (67), 1934
— <i>ugandense</i> Prain.	

Tribu des *Symphoremoideae*.

<i>Congea villosa</i> (Roxb.) Wight.	S. Junell (67), 1934
---	----------------------

Tribu des *Avicennioideae*.

<i>Avicennia officinalis</i> L.	M. Treub (140), 1883
—	P. Van Tieghem (144), 1898
— <i>marina</i> var. <i>alba</i> Bakh	S. Junell (67), 1934

Tribu des *Verbenoideae*.

***Euverbeneae*.**

Verbena officinalis L.

Il existe de nombreux travaux sur le développement du sac embryonnaire de beaucoup d'espèces de *Verbena*, depuis ceux de Jönsson (66) sur le *V. aubletia* (*V. canadensis*) jusqu'à ceux de Junell (67) qui portent essentiellement sur les *V. hispida* et *canadensis*. Au sujet de l'albumen, les travaux dignes d'intérêt sont

relativement récents : Kanda (69) et Schnarf (101) ne sont nullement d'accord sur le mode de développement de ce tissu ; d'après le premier auteur, il appartient au type des Hélobiales ; Schnarf en fait au contraire un albumen cellulaire. L'imprécision des données se reflète nettement dans la Revue cytologique de Schürhoff (105) parue en 1926, mais, en 1934, S. Junell (67) confirme les travaux de Schnarf et l'année suivante, R. Souèges ajoute à une étude très précise de l'embryon (131) de nouvelles données relatives à la formation de l'albumen (132) ; il insiste tout particulièrement sur la parenté des Verbénacées et des Labiées : « On voit en somme, écrit-il, que tous les caractères embryologiques, aussi bien ceux que l'on peut tirer des lois qui président au développement de l'embryon et de l'albumen, que ceux qui résultent des formations haustoriales ou de la persistance dans la graine d'une assise protéique d'albumen, concordent, et contribuent à resserrer les liens déjà très étroits entre Verbénacées et Labiées, deux familles de l'alliance des Labiatiflores qui ne demeurent ainsi séparés que par le style, terminal ou gynobasique, et par la nature drupacée ou akénoïde du fruit. »

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il se ne développe jamais de façon intense en aucun point de l'ovule. A tous les âges de l'albumen, il ne comprend que quelques assises bordant le sac embryonnaire. L'assise la plus interne est différenciée en un tapis assez persistant sur presque tout le pourtour du sac.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend deux chambres assez peu distinctes ; la chambre micropylaire est étroite ; elle est bordée de cellules non différenciées ; la chambre chalazienne est beaucoup plus allongée, elle est limitée, sauf dans sa région supérieure, par l'assise épithéliale interne du tégument ou tapis.

1. — Albumen. — L'albumen qui est inclus dans le sac embryonnaire comprend un haustorium chalazien, un albumen proprement dit et un haustorium micropylaire.

La première division de l'albumen est transversale ; elle donne une cellule chalazienne et une cellule micropylaire. L'élément supérieur ne se cloisonne plus, il est l'origine de l'haustorium chalazien. La cellule micropylaire se divise transversalement (fig. 421 à 423), ou longitudinalement (fig. 424) : dans le premier cas, on a, à l'étage supérieur, la cellule mère de l'albumen proprement dit et, à l'étage inférieur, la cellule mère de l'haustorium micropylaire ; dans le second cas, il faut encore une division transversale des deux éléments juxtaposés pour donner deux groupes superposés de deux cellules mères. Si l'on se rapporte à la terminologie employée par Schnarf, le premier mode de cloisonnement appartient au type

b) *Haustorium* chalazien. — La cellule chalazienne est encore uninucléée en 424, lors de la division de la cellule micropylaire. En 421, le noyau est en métaphase ; en 422 et 423, les cellules ont deux noyaux d'un diamètre de 10 μ environ pour les plus volumineux. A ces stades jeunes, le protoplasme des cellules est vacuolaire généralement dans la région limitant l'albumen proprement dit. En 425, la cellule renferme encore deux noyaux, mais elle s'est agrandie et le protoplasme est parsemé de vacuoles ; en 426, il existe deux groupes de deux noyaux à tailles inégales dans le suçoir.

En résumé, la cellule est souvent binucléée et parfois tétranucléée ; elle présente de plus, une activité très durable.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Il est formé à l'origine d'un groupe de deux cellules qui restent entièrement séparées par une cloison longitudinale. Ces deux cellules donnent ensuite quatre éléments délimités par deux parois cruciales et ces éléments se divisent eux-mêmes transversalement en huit cellules superposées en deux étages (fig. 425 et 426). Riche en protoplasme fortement colorable, cet appareil est entouré par des cellules tégumentaires aplaties à parois délicates. Jamais le suçoir micropylaire ne prend une taille considérable comme en témoigne la figure 127 ; les cellules conservent un certain pouvoir de division et on en compte finalement une vingtaine. En 428, l'*haustorium* micropylaire est toujours identifiable, les parois des cellules tégumentaires se sont lignifiées dans la région qui l'avoisine.

2. — Embryon. — R. Souèges a montré que le développement de l'embryon se poursuit conformément aux règles générales du type fondamental, dit des Crucifères ; par les caractères secondaires, on peut rattacher l'embryon des *Verbena* à celui des Labiées et des Scrofulariacées ; enfin, certains indices tendraient à faire admettre que l'embryon serait moins évolué que certains autres du même groupe embryogénique : les premiers cloisonnements des octants sont parfois verticaux, parallèles aux parois méridiennes, et la différenciation morphologique des histogènes internes est remarquablement tardive, contemporaine seulement de la formation des protubérances cotylédonaire.

CONCLUSIONS

Il existe une très grande analogie entre l'anatomie des *Verbena* et celle des *Ajugoideae* ; l'*haustorium* chalazien reste long-

temps en fonction et semble avoir le rôle primordial dans l'alimentation de l'ovule. Cependant, quand les cellules du tégument qui bordent l'appareil haustorial micropylaire se vident de leur contenu, il est difficile de ne pas attribuer le phénomène à l'influence digestive des éléments du suçoir correspondant. Enfin, les cellules du tégument finissent également, dans les autres régions de l'ovule, par subir une influence digestive semblable, mais plus lente. Peut-être faut-il rapporter cette disparition du contenu cellulaire à l'activité durable dont semble faire preuve le tapis.

Le terme d'appareil haustorial appliqué aux cellules logées dans la chambre micropylaire peut être sujet à critique, car les cellules restent petites, ne perdent pas tout pouvoir de division, leurs noyaux sont petits, les cellules de l'albumen voisines possèdent également un protoplasme dense. Cependant, je leur applique ce terme pour les raisons suivantes : elles sont placées à l'extrémité micropylaire de l'albumen dans une chambre spéciale, non bordée par le tapis, leur protoplasme est abondant et elles ont perdu malgré tout beaucoup de leur pouvoir de division, elles semblent exercer une activité digestive assez intense sur le tégument voisin et, surtout, elles ont même origine que les cellules haustoriales des Labiées.

Lantaneae.

Lantana camara L.

S. Junell a donné quelques précisions sur l'ovule du *L. camara* L. (67).

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument ovulaire est plus épais que celui des *Verbena*, mais il ne se développe pas non plus au sommet de l'ovule ; la chalaze persiste donc à l'extrémité supérieure de l'ovule en voie de croissance. L'assise tégumentaire interne est différenciée en tapis, sauf dans la région micropylaire du sac embryonnaire.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend une chambre supérieure très longue, entourée presque complètement par le tapis, et une chambre inférieure de faible volume, bordée de cellules tégumentaires bientôt vidées de leur contenu (*zia* en 431).

1. — Albumen. — Junell a vérifié que le premier cloisonnement

était transversal et isolait vers la chalaze la future cellule haustoriale ; il se différencie ensuite un albumen proprement dit et un appareil haustorial micropylaire.

a) Albumen proprement dit. Il est très étiré en longueur, surtout dans les jeunes stades (fig. 431) ; il est formé alors de cellules allon-

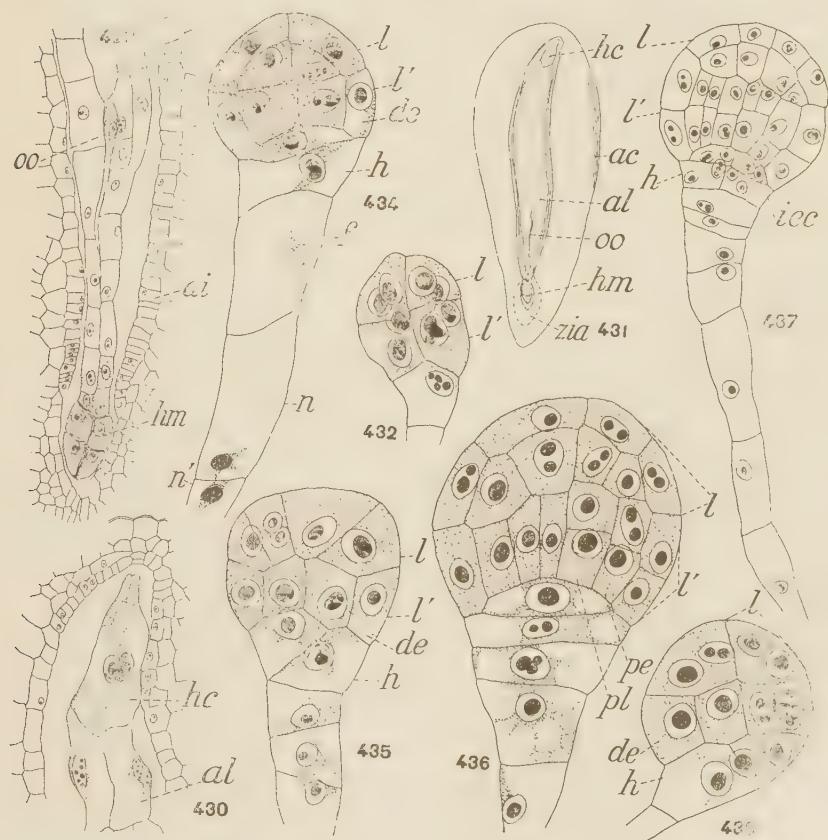


FIG. 429 à 437. — *Lantana camara* L. — Albumen et embryon : en 429, région micropylaire et, en 430, région chalazienne de l'ovule schématisé en 431 ; en 432, octants. G. : 33 pour 431 ; 110 pour 429 et 430 ; 400 pour 437 ; 610 de 432 à 436.

gées dont les noyaux renferment en général un grand nombre de nucléoles. Les cellules qui se trouvent à proximité de l'appareil haustorial micropylaire sont moins allongées et plus riches en contenu protoplasmique (fig. 429). L'albumen proprement dit reste longtemps bordé par une assise tégumentaire différenciée ou tapis.

b) Haustorium chalazien. — Isolé dès le premier cloisonnement

de l'albumen (Junell), il contient deux volumineux noyaux en 430 ; le protoplasme renferme de grands hydroleucites. Comme chez les *Verbena*, on peut trouver jusqu'à quatre noyaux dans ce suçoir chalazien. Son activité est assez durable.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Il est logé dans la chambre micropylaire, non limitée par le tapis. Il renferme plusieurs cellules dont le rôle haustorial est probable d'après Junell ; c'est également mon avis, car on observe dans le tégument, autour de la chambre micropylaire, une zone d'influence digestive *zia* tout à fait comparable à celle des *Verbena* (fig. 429 et 431).

2. — Embryon. — L'oospore très mince pénètre profondément dans l'albumen, déjà fort développé, sans se diviser. Le volume de l'embryon est encore faible quand l'albumen a atteint son développement maximum.

L'embryon s'accroît selon des processus sensiblement identiques à ceux qui s'observent chez les *Verbena*. Le stade des octants est figuré en 432. La différenciation de l'hypophyse s'effectue dans la cellule supérieure *d* du suspenseur, soit par une cloison horizontale s'insérant sur le dermatogène de l'axe hypocotylé (fig. 434), soit par une cloison oblique prenant appui à la fois sur le dermatogène et sur la paroi latérale de la cellule mère (fig. 433 et 435). Le dermatogène apparaît plus rapidement dans l'étage *l'* que dans l'étage supérieur (fig. 433) ; dans ce dernier, les cloisons, au lieu d'être périclines (fig. 434), peuvent être également anticlines verticales (fig. 435). L'apparition du périblème et du plérome s'effectue normalement (fig. 436). En 437, on constate que le suspenseur devient très long et que, au niveau de l'hypophyse, on trouve les deux tétrades typiques superposées. Dans les embryons plus âgés, on est frappé, comme chez les *Verbena*, de la différenciation morphologique tardive des histogènes internes.

CONCLUSIONS

Les faits constatés chez les *Lantana* confirment ceux qui ont été observés chez les *Verbena* et n'ajoutent rien de nouveau à l'étude physiologique de l'albumen des Verbénacées.

Conclusions générales sur les *Verbénacées*.

On a vu, dans l'introduction, qu'il y avait une séparation très nette entre les *Verbenoideae* et les autres tribus des Verbénacées. Les

deux exemples étudiés appartiennent à deux sous-tribus des *Verbenoideae* ; on peut les considérer comme des Labiatiflores typiques par la présence de deux suçoirs qui tirent leur origine des premiers cloisonnements de l'albumen et par les lois qui régissent les segmentations de l'embryon.

Par l'albumen, ils se rattachent à un type primitif de développement, comparable à celui que nous avons constaté chez les *Ajugoideae* et les *Scutellarioideae*.

L'embryon, de son côté, présente des irrégularités de cloisonnement qui permettent de considérer les *Verbenoideae* comme une tribu peu évoluée.

3. — OROBANCHACÉES

Les Orobanchacées peuvent-elles constituer une famille autonome ? Doivent-elles, au contraire, être rattachées aux Scrofulariacées ou aux Gesnéracées ? La question est très discutée, mais ces trois familles sont, en tout cas, très voisines l'une de l'autre et il est souvent difficile de les délimiter avec précision ; c'est ce qui ressort des nombreuses études parues à ce sujet. En général, on a rapproché tout particulièrement les Orobanchacées des Gesnéracées qui ont en commun avec elles un carpelle uniloculaire à placentation pariétale [voir entre autres Schimper (95), Baillon (4), Warming (151) et Fritsch (40)]. Eichler (37) les considère comme une subdivision des Gesnéracées et plus spécialement comme formant une ligne collatérale parasite. Cependant, Wettstein a noté, en 1897 (154), puis en 1933 (155), la parenté des Orobanchacées et des Rhinanthées ; Hallier, après les avoir réunies primitivement aux Gesnéracées, les rattache aux Rhinanthées (52), et Boeshore (16) conclut à leur continuité morphologique, anatomique et biologique avec les Scrofulariacées ; enfin, Beck von Mannagetta, après avoir effectué en 1890 une étude spéciale du genre *Orobanche* (7), fait des Orobanchacées, dans Engler et Prantl, une famille autonome (8).

L'étude du développement de l'albumen peut difficilement contribuer à éclaircir la parenté des Orobanchacées, car les Scrofulariacées et les Gesnéracées sont elles-mêmes trop semblables par tous les caractères de leur système haustorial micropylaire et chalazien ; les recherches minutieuses de Glisic (42) sur l'embryologie des *Orobanche* l'amènent à conclure à leur étroite ressemblance avec les Scrofulariacées, si bien que ce ne serait pas une grande faute, à ce point de vue du moins, de réunir les deux groupes ; la formation des suçoirs et de l'albumen serait, en particulier, très comparable chez les Rhinanthées et les Orobanchacées. Le même auteur rapproche au contraire les Gesnéracées des Verbascées qui passent pour la plus primitive des tribus des Scrofulariacées.

L'étude de l'embryon des *Orobanche* peut donner également d'intéressantes indications. L. Koch (71), en 1878, a déterminé très exactement, comme le fait remarquer R. Souèges (128), la marche de la segmentation dans la cellule embryonnaire et constaté que les divers processus embryogéniques étaient conformes à ceux que l'on observe chez les Crucifères. Par l'embryon également, les Orobanchacées s'apparenteraient donc aux Scrofulariacées. Néanmoins, Koch a donné l'ordre d'apparition des parois, sans tenir compte du nombre d'éléments composant, en réalité, chaque étage ; la reprise de cette étude présente ainsi un certain intérêt.

Avant Glisic, un assez grand nombre d'auteurs avaient porté leur attention sur le développement de l'albumen des Orobanchacées ; les genres et les espèces qui ont été étudiés sont les suivants :

<i>Phelipaea coerulea</i>	C. Bernard (12), 1903
<i>Orobanche ramosa</i>	H. Schacht (94), 1850
—	Solms-Laubach (112), 1868
—	D. Persidski (88), 1926
<i>Orobanche Hederae</i>	S. Caspary (26), 1854
—	Solms-Laubach (112), 1868
—	L. Koch (71), 1876-1878
—	L. Glisic (43), 1929
—	P. Crété, 1942
<i>Orobanche minor</i>	Solms-Laubach (112), 1868
<i>Orobanche speciosa</i>	L. Koch (72), 1887
<i>Orobanche gracilis</i>	L. Glisic (43), 1929
<i>Orobanche amethystea</i>	P. Crété, 1942
<i>Orobanche Teucriti</i>	P. Crété, 1942
<i>Christisonia neilgherica</i>	W. Worsdell (157), 1897
<i>Lathraea</i>	E. Heinricher (57), 1896
<i>Lathraea Squamaria</i>	L. Glisic (44), 1931-1932

Orobanchaceae bicarpellatae.

Section *Osproleon* Wallr.

Orobanche Hederae Duby.

Orobanche amethystea Thuill. (*O. Eryngii* Duby.).

Orobanche Teucriti Schultz.

On peut sans inconvénient décrire ensemble les ovules de ces diverses espèces d'*Orobanche* ; les différences d'espèce à espèce sont en effet très peu marquées au point de vue histologique.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est remarquable par son assise externe et son assise interne ; les tissus intermédiaires, au nombre de deux ou trois assises, sont rapidement écrasés entre les deux assises épidermiques, dans la région moyenne et supérieure de l'ovule, et ils sont dissous par l'haustorium dans la région micropylaire.

1. — Assise tégumentaire externe. — Les cellules sont déjà volumineuses dans l'ovule jeune figuré en 438 (*O. Teucii*) ; les parois sont cellulósiques, mais épaissies sur les côtés latéraux et profonds des cellules ; seule, la paroi externe reste mince. En 439, les cellules se sont allongées beaucoup sauf dans la région bordant le micropyle (*O. Eryngii*) ; elles sont bourrées d'assez gros grains d'amidon *am* dont les diamètres extrêmes varient de 2μ à 6μ et qui sont pourvus de hiles étoilés. En 440, les cellules sont devenues énormes ; les épaississements des parois latérales et profondes se sont lignifiés et sont traversés par d'importants canalicules ; cette irrégularité dans la formation du dépôt de lignine donne aux parois lignifiées, vues de face, un aspect réticulé. L'assise contient encore de l'amidon.

2. — Assise tégumentaire interne. — L'assise interne est différenciée en tapis sur le pourtour de la chambre chalazienne. Primitivement, elle est formée de cellules hautes et se divisant activement (fig. 428). Les éléments du tapis s'allongent par la suite et leurs parois s'épaississent, surtout latéralement et en bordure de l'albumen ; le protoplasme est d'abord important, les noyaux sont volumineux et l'on observe de nombreux grains d'amidon qui ne dépassent jamais une taille moyenne ; au stade figuré en 439, l'amidon est déjà très altéré et il ne reste plus que le centre des grains. En 440, les parois des cellules se sont lignifiées et l'amidon a pratiquement disparu.

Dans la graine adulte, le tégument ne comprend plus que les deux assises qui viennent d'être décrites ; l'assise externe remarquable par la disposition de ses épaississements, les ornements de ses parois, conserve de l'amidon ; l'assise interne complètement écrasée et vidée de son contenu n'est plus guère identifiable que par les parois internes, épaissies et lignifiées, de ses éléments.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est surtout représenté par une

chambre chalazienne bordée par le tapis dont il vient d'être question. La chambre micropylaire est très réduite à l'origine et si elle s'accroît ensuite, ce n'est pas par multiplication des cellules du tégument, mais par destruction de ces cellules sous l'influence digestive de l'appareil haustorial qu'elle renferme.

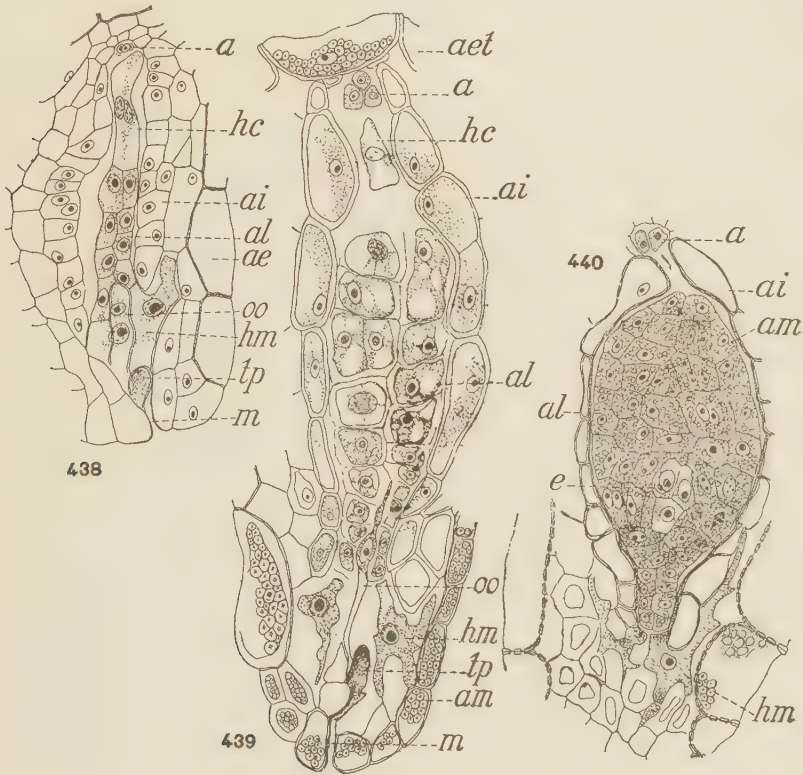


FIG. 438. — *Orobanche Teucrii* Schultz. — FIG. 439 et 440. — *Orobanche Eryngii* Dub. — Albumen : am, amidon. G. : 260.

1. — Antipodes. — Au nombre de trois, elles sont encore nettes et d'apparence active en 438 et 439 ; leurs noyaux sont en voie de dégénérescence en 440.

2. — Albumen. — Les premiers cloisonnements de l'albumen ont été remarquablement décrits par Glisic et je les ai vérifiés à mon tour chez l'*O. Hederae* ; ils se ramènent au type *Brunella* de Schnarf. A la première cloison transversale fait suite, dans la cellule micropylaire, une paroi longitudinale ; les deux cellules filles se partagent ensuite transversalement, séparant les deux cellules mères de

l'haustorium micropylaire et les deux éléments qui sont l'origine de l'albumen proprement dit. Dans la cellule chalazienne isolée lors du premier cloisonnement transversal, il ne se produit plus de cloisonnement, mais simplement une division nucléaire : cette cellule se différencie en haustorium chalazien. Ces phénomènes s'observent également chez l'*O. Teucrii* ; des échantillons assez jeunes m'ont fait défaut pour l'*O. Eryngii*.

a) Albumen proprement dit. — En 438, il comprend quatre assises superposées de deux cellules. En 439, les divisions ont été encore surtout transversales, mais quelques segmentations longitudinales viennent de s'effectuer ou sont en cours et c'est la partie moyenne du sac qui s'élargit particulièrement. En 440, les cellules de l'albumen proprement dit se divisent encore activement ; l'ensemble de ce tissu a pris une forme ovoïde et une partie amincie renfermant un nombre restreint de cellules groupées par étages de quatre éléments relie la masse de l'albumen à l'haustorium micropylaire.

Les cellules jeunes ne renferment pas d'amidon (fig. 438) ; les grains se forment peu à peu (fig. 439) ; ils deviennent nombreux et atteignent une taille moyenne dans l'albumen subadulte figuré en 440. L'albumen qui persiste abondamment dans la graine adulte renferme aussi de l'amidon.

b) Haustorium chalazien. — Il ne persiste pas longtemps ; il est nettement défini en 438 où il est représenté par une cellule allongée, pourvue de deux noyaux assez peu volumineux, mais de forme étirée. En 439, la cellule est relativement petite et les noyaux sont en voie de disparition. En 440, stade plus âgé, l'haustorium a disparu, écrasé entre les cellules du tégument interne.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Formé de deux éléments qui ne se fusionnent pas, il est d'abord logé dans la chambre micropylaire, mais les cellules haustoriales brisent bientôt leurs étroites limites. En 438, la cellule située à droite pénètre entre les cellules du tégument, en côtoyant le tapis qui persiste inaltéré ; les noyaux atteignent déjà un gros volume (*O. Teucrii*). En 439, les cellules haustoriales ont digéré en grande partie les tissus entourant le micropyle et la totalité de ceux qui bordaient la chambre micropylaire ; elles poussent des diverticules le long de l'assise externe. Dans cette figure qui correspond à l'*O. Eryngii*, les phénomènes digestifs paraissent moins précoces que chez l'*O. Teucrii*. En 440, on a figuré un ovule d'*O. Eryngii* où le suçoir micropylaire a atteint

son plein développement ; de longs diverticules pénétrant entre les assises interne et externe du tégument ont digéré les cellules intermédiaires ; le noyau atteint alors une dizaine de μ de diamètre.

Glisic a décrit des cas où, chez l'*O. Hederae*, des diverticules, s'insinuant entre les cellules du tégument externe, arrivaient à la surface de l'ovule ; je n'ai rien observé de pareil dans cette même espèce, mais je n'ai pas eu affaire à des ovules peut-être assez âgés ; en tout cas, je n'ai pas pu mettre non plus en évidence de semblables phénomènes chez l'*O. Eryngii*.

3. — Embryon. — L'oospore s'allonge tardivement chez les *O. Hederae* et *Eryngii* (fig. 439 pour l'*O. Eryngii*), un peu plus rapidement par contre chez l'*O. Teucii* (fig. 438).

Le proembryon bicellulaire donne naissance, par double bipartition, à une tétrade régulière en T (fig. 441 et 442 chez l'*O. Eryngii*, fig. 450 chez l'*O. Hederae*). Les deux cellules supérieures fournissent les quadrants, tandis que la cellule intermédiaire du suspenseur se divise en deux éléments superposés *d* et *f* (fig. 443 chez l'*O. Eryngii*, fig. 451 chez l'*O. Hederae*). La formation des octants s'effectue normalement (fig. 445). En 444, les cellules quadrants se sont cloisonnées inégalement vite ; en même temps, la cellule *d* s'est divisée verticalement, se différenciant en cellule hypophysaire. Cependant, l'individualisation de l'hypophyse s'effectue généralement un peu plus tardivement, lorsque les cellules octants sont déjà apparues ; la cloison est horizontale et s'insère sur la paroi inférieure des octants (fig. 446). La formation du dermatogène n'est pas simultanée dans les diverses cellules, les premières cloisons apparaissant, soit dans l'étage supérieur, soit dans l'étage inférieur (fig. 446 à 449). Dans l'étage *l*, les cloisons, au lieu d'être périclines (fig. 447 et 449 à droite), sont irrégulièrement anticlines horizontales (fig. 448 et 449 à gauche). Les premiers cloisonnements des cellules circumaxiales de l'étage *l'* s'effectuent transversalement et il ne se constitue ainsi, à ce stade, ni périblème, ni plérôme (fig. 449). L'évolution ultérieure n'a pas été observée, mais, si on se rapporte à Koch, l'embryon de l'*O. Hederae* ne dépasse guère ce stade et, dans la graine adulte, il n'y a encore ni périblème ni plérôme. L'hypophyse se divise verticalement, ainsi que la cellule inférieure ; ces deux éléments constituent alors tout le suspenseur, les autres articles s'étant oblitérés. L'embryon demeure rudimentaire, à l'état de massif cellulaire plus ou moins ovoïde.

Tous les stades étudiés correspondent à ce qu'avait observé

Koch ; cependant, ce dernier semble avoir constaté d'abord, chez l'*O. Hederae*, un cloisonnement vertical de la cellule *d* ; chez l'*O. Eryngii*, ce mode de division est exceptionnel.

En résumé, les premiers stades du développement sont parfaitement identiques à ceux que R. Souèges a décrits chez le *Veronica*

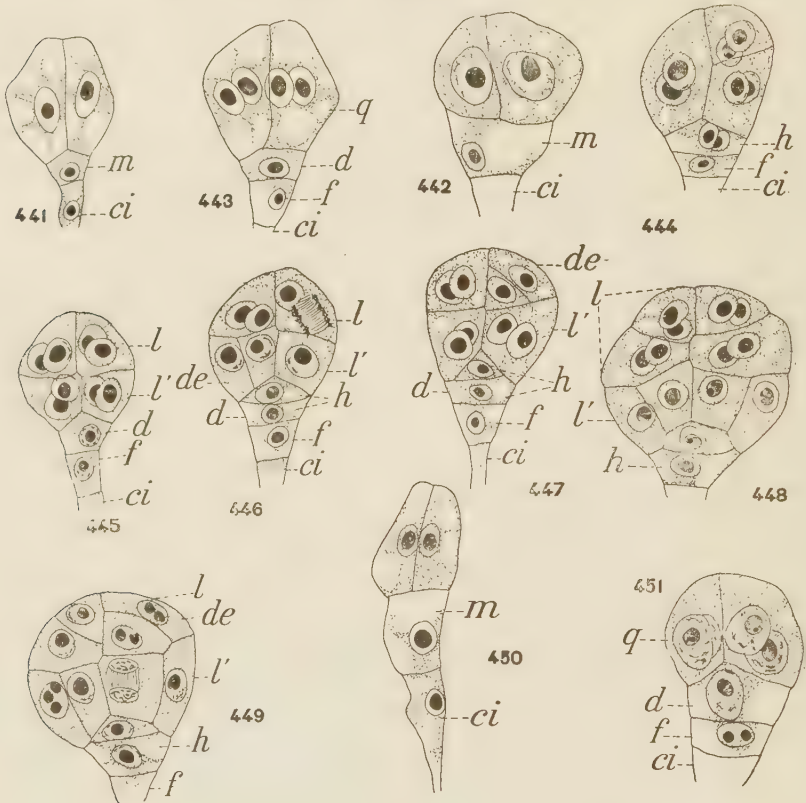


FIG. 441 à 449. — *Orobanche Eryngii* Dub. — FIG. 450 et 451. — *Orobanche Hederae* Dub. — Embryon : en 443, 451, quadrants ; en 445, octants ; de 446 à 449, formation du dermatogène ; différenciation de l'hypophyse. G. : 610.

arvensis. La seule différence consiste dans la non-segmentation de la cellule inférieure *ci* du suspenseur ; la différenciation de l'hypophyse s'effectue, comme chez les Scrofulariacées, à partir de la cellule fille de l'élément intermédiaire de la tétrade ; des irrégularités apparaissent dans le cloisonnement des étages *l* et *l'* ; enfin, le sporophyte reste à l'état proembryonnaire.

CONCLUSIONS

L'alimentation de l'albumen peut s'effectuer par l'intermédiaire de l'haustorium chalazien, seulement lors des tout premiers cloisonnements.

L'haustorium micropylaire joue ensuite un rôle de premier plan, semble-t-il, d'autant plus que les relations entre le milieu extérieur et le tégument ne peuvent plus se faire que par lui, en raison de l'épaississement et de la lignification rapide des parois cellulaires internes du tapis ; il amène dans la région micropylaire de l'albumen proprement dit le produit de l'assimilation des assises intermédiaires du tégument et, probablement, les substances provenant de l'hydrolyse de l'amidon contenu dans les éléments du tapis ; l'amidon entreposé dans l'assise séminale externe ne sera vraisemblablement utilisé que lors de la germination de la graine ; par contre, le tapis perd rapidement ses réserves et n'intervient dans la graine adulte qu'en tant qu'assise protectrice. L'albumen, de son côté, s'enrichit progressivement en amidon et constitue pour l'embryon une réserve importante en hydrates de carbone.

La parenté des Orobanchacées et des Scrofulariacées était déjà établie en se basant sur les caractères de l'albumen ; elle se trouve également démontrée par le mode de construction de l'embryon. Cependant, il existe des variations importantes qui sont de même ordre que celles qui ont été observées par Souèges entre les Scrofulariacées et les Bignoniacées (135) ; ces variations, qui portent surtout sur la segmentation de l'étage *l'*, se retrouvent chez les Gesnéracées et semblent donc communes à toutes ces familles que l'on considère comme apparentées aux Scrofulariacées.

4. — GESNÉRACÉES

La famille des Gesnéracées est rangée par les systématiciens modernes dans l'ordre des Personales ; on s'accorde à la considérer comme très voisine des Scrofulariacées et des Orobanchacées, mais il s'agit également de savoir si elle ne présente pas de grandes affinités avec les Labiées, au point de vue embryologique. Laurent (75), étudiant le *Corytoma*, montre que, embryologiquement parlant, ce genre s'apparente aux Labiées et non aux deux familles précitées ; le *Klugia zeylanica* est proche à la fois des Labiées et des Scrofulariacées d'après Schnarf (100). Enfin, pour Glisic (43), il n'existe pas de rapports génétiques entre les Orobanchacées et les Gesnéracées ; les Gesnéracées se rangeraient parmi les Scrofulariacées, près des Verbascées, tribu probablement la plus primitive, et il y a encore, d'après lui, trop de lacunes dans nos connaissances embryologiques relatives aux Gesnéracées pour que l'on puisse les rattacher, quant à leur développement séminal, aux Scrofulariacées ou aux Labiées.

Très étendue, cette famille comprend plus de mille espèces, parmi lesquelles bien peu seulement ont été étudiées :

<i>Rhytidophyllum crenulatum</i>	M. T. Cook (28), 1907
<i>Klugia Notoniana</i>	Balicka-Iwanowska (6), 1899
<i>Klugia zeylanica</i>	K. Schnarf (100), 1921
<i>Corytoma cyclophyllum</i>	V. Laurent (75), 1923
<i>Monophyllaea Horsfieldii</i>	F. Oehlkers (85), 1923
<i>Ramondia Nathaliae</i>	{ L. Glisic (41), 1924
<i>Ramondia serbica</i>	
<i>Roettlera</i>	L. Glisic (45), 1934
<i>Haberlea rhodopensis</i>	L. Glisic (42), 1928
<i>Aeschynanthus</i>	H. Hauss (54), 1927

En dehors de ces études, il n'existe que de brèves indications fournies sur quelques autres genres, entre autres, sur les *Gloxinia* par Hofmeister (60) et Balicka-Iwanowska (6) et sur les *Gesnera* par Vesque (148) et Berg (11).

De très intéressantes observations ont déjà été effectuées au sujet des haustoriums et des premiers stades du développement de l'albumen, mais, si des indications très utiles ont également été données par Hielscher sur l'embryon du *Streptocarpus polyanthus*, par Glisic sur l'embryon des *Ramondia*, l'étude systématique du développement embryonnaire restait cependant à faire.

La presque totalité des Gesnéracées appartient aux régions tropicales ou subtropicales ; on ne connaît, dans la partie méridionale de l'Europe, que les trois genres *Ramondia*, *Haberlea* et *Jankea*, qu'on peut considérer, ainsi que le fait Glisic, comme des survivants de l'époque tertiaire, fortement adaptés maintenant à leurs conditions spéciales de vie. A l'heure actuelle, on n'est pas toujours d'accord pour placer les *Ramondia* dans les Gesnéracées ou pour en faire une famille spéciale, celle des Ramondiacées ou des Cyrtandracées ; Le Maout (77), G. Bonnier (18), H. Coste (30), C. Flahault (39) partagent cette dernière manière de voir. Cependant, plus généralement, on considère les *Ramondia* comme appartenant aux Gesnéracées ; c'est l'avis de H. Baillon (2), de H. Sollereder (110), de Van Tieghem et Costantin (146) ; dans Engler et Prantl (40) et dans l'Index Kewensis, les *Ramondia* sont également rattachés aux Gesnéracées.

L'étude qui suit envisage successivement une Gesnéracée proprement dite, un *Streptocarpus* hybride du *S. achimenoeflorus* et du *S. kewensis* et une Ramondiacée, le *Ramondia pyrenaica* Rich.

Streptocarpus hybride du *S. achimenoeflorus* et du *S. kewensis*.

Le genre *Streptocarpus* appartient, d'après Endlicher (38), à la tribu des Didymocarpées qui forme avec les Eucyrtandrées le sous-ordre des Cyrtandrées ; les Cyrtandrées se distinguent des Gesnérées auxquelles on les réunit, en général, par l'absence d'albumen dans les graines adultes. Aussi, certains auteurs considèrent-ils les Cyrtandrées comme une famille séparée et réduisent-ils les Gesnéracées aux Gesnérées d'Endlicher. Un travail très intéressant a été fourni par Hielscher (58) sur l'embryologie du *Streptocarpus polyanthus* ; un peu réduit quant à l'albumen, il donne de plus amples détails au sujet de l'embryon : d'après lui, la cellule proembryonnaire donne huit octants dans lesquels le dermatogène se différencie par apparition de cloisons concentriques ; le périblème et le plérome se séparent dans l'axe hypocotylé et deux cotylédons inégaux, plus rarement trois, apparaissent ensuite. Il ne se constitue, d'après Hielscher, ni initiales de la racine, ni initiales de la gemmule : « Après germination, écrit cet auteur, des racines adventives d'origine endogène jaillissent en grand nombre de la base de la tigelle ; l'un des cotylédons meurt, l'autre s'accroît

énormément et dure plusieurs années, comme une feuille. » Si le comportement de l'embryon âgé est très particulier, il n'en reste pas moins intéressant de déterminer exactement l'origine de ses diverses parties.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Le jeune ovule est semi-anatrope et son raphé est très court par la suite ; le tégument se développe de façon considérable au-dessus du niveau du funicule, donnant à l'ovule âgé l'aspect d'un ovule anatrope.

A. — Le tégument ovulaire. — Il ne reste dans la graine adulte que l'assise externe et l'assise interne du tégument ; tout ce qu'il y avait entre elles de tissu est écrasé et résorbé ; cependant, quelques cellules à membranes cellulósiques persistent dans la région micropylaire et dans la région chalazienne, probablement parce qu'elles n'ont pas été soumises à la pression de l'albumen.

1. — Assise externe du tégument. — Dans l'ovule en voie de fécondation figuré en 452, l'assise externe du tégument est encore mal définie ; par contre, elle est devenue très nette en 454. Ses parois primitivement cellulósiques commencent à se lignifier à des stades correspondant environ à celui qui figure en 455 ; cette assise constituera l'épiderme tégumentaire dans la graine adulte.

2. — Assise interne du tégument. — Cette assise est différenciée en tapis sur le pourtour de la chambre chalazienne. Elle est déjà distincte en 452 et l'on remarquera qu'elle ne borde pas l'extrémité supérieure où logent les antipodes. A l'origine, les cellules du tapis se cloisonnent rapidement (fig. 453) et restent plus hautes que larges ; par la suite, elles s'étirent tangentiellement (fig. 454). Leurs parois commencent à se lignifier dans des ovules où l'albumen est encore loin d'avoir atteint l'état adulte.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend une chambre chalazienne et une chambre micropylaire. Dans l'ovule en voie de fécondation (fig. 452), la chambre chalazienne est allongée, bordée en partie par le tapis. La chambre micropylaire est arrondie, limitée par de grandes cellules. Par la suite, la chambre chalazienne s'agrandit fortement ; elle reste toujours dans les limites du tapis dont les parois se lignifient et qui finit par former l'une des assises du tégument séminal. La chambre micropylaire demeure petite, les parois des cellules qui la bordent restent longtemps cellulo-

siques, mais quand l'albumen a atteint tout son développement et commence à être digéré par l'embryon, les cellules qui l'entourent et qui font suite au tapis lignifient leurs parois.

1. — Albumen. — En 452, un anthérozoïde s'accôle au noyau

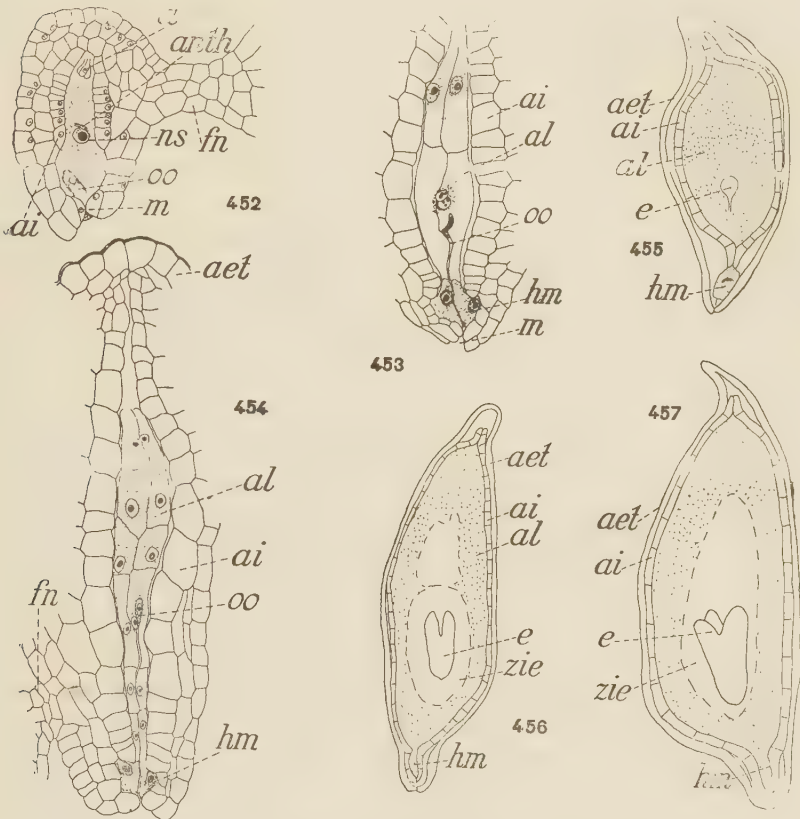


FIG. 452 à 457. — *Streptocarpus* hybride du *S. achimenoeflorus* et du *S. kewensis*. — Albumen : en 452, ovule en voie de fécondation ; en 453 et 454, jeunes albumens ; de 455 à 457, coupes longitudinales schématiques de carpelles. *fn*, funicule. G. : 57 pour 455 et 456 ; 85 pour 457 ; 150 pour 453 et 454 ; 240 pour 452.

secondaire placé à la limite des deux chambres, les trois antipodes sont en voie de désorganisation, l'oospore est un peu allongée.

Je n'ai pas eu à ma disposition de stades d'albumen plus jeunes que celui qui est figuré en 453. Il comprend trois assises de deux cellules ; dans la chambre micropylaire, les deux cellules occupent l'emplacement habituel des cellules haustoriales dont elles ont l'as-

pect, mais les deux éléments situés vers la chalaze ne sont pas assimilables à un appareil haustorial : ils sont pauvres en protoplasme, ne poussent pas de prolongements vers la chalaze, dont ils sont éloignés, et sont bordés latéralement, sur toute leur longueur, par l'assise épithéliale du tégument. Dans des ovules plus âgés, l'extrémité du sac s'amincit d'ailleurs et ne forme plus bientôt qu'un mince canal où l'on ne peut mettre aucune cellule en évidence.

a) Albumen proprement dit. — Il est logé dans la chambre chalazienne ; il comprend deux étages de deux cellules en 453 ; en 454, des divisions se sont produites, transversales surtout, engendrant un albumen très étiré, formé de cellules allongées selon l'axe du sac ; en 455, l'albumen s'est élargi de façon considérable et a pris une forme ovoïde ; en 456 et 457, il apparaît creusé de grandes cavités dues à l'action digestive de l'embryon.

b) Appareil haustorial micropylaire. — Il est constitué en 453 par deux petites cellules situées dans la chambre micropylaire ; le protoplasme est plus dense et les noyaux, bien que de taille réduite, sont plus riches en chromatine que dans les cellules d'albumen voisines ; l'un des noyaux vient s'accoler intimement à l'extrémité du tapis et au tégument voisin. En 454, les noyaux se cantonnent dans l'angle supérieur externe des cellules, à l'opposé de la paroi de séparation des deux éléments haustoriaux ; ils sont intimement appliqués sur les téguments et le protoplasme est devenu vacuolaire dans la partie médiane de l'appareil.

Le suçoir micropylaire persiste jusqu'à ce que l'albumen ait pris son développement maximum.

2. — Embryon. — Le développement de l'embryon appartient au type *Capsella*.

Le procembryon bicellulaire (fig. 458), la tétrade régulière en T (fig. 460), les quadrants (fig. 461) et les octants (fig. 462 et 464) se présentent régulièrement. Le suspenseur comporte quatre cellules au stade des octants.

Les cellules de l'étage *l'* sont plus volumineuses, les noyaux plus gros que ceux de l'étage *l* ; ces faits trouvent leur explication dans le cloisonnement plus rapide de l'étage *l* ; c'est à son niveau que le dermatogène s'identifie d'abord (fig. 463). Lors de l'apparition du périblème et du plérôme, les cloisons ne sont pas produites symétriquement dans les cellules circumaxiales (fig. 466 à 469) ; d'autre part, les divisions, dans la partie cotylée, s'effectuent à

l'aide de parois parfois péricleines (fig. 466), mais le plus souvent anticlines verticales (fig. 465, 467). La différenciation de l'hypophyse se produit par cloisonnement de la cellule supérieure d du suspenseur.

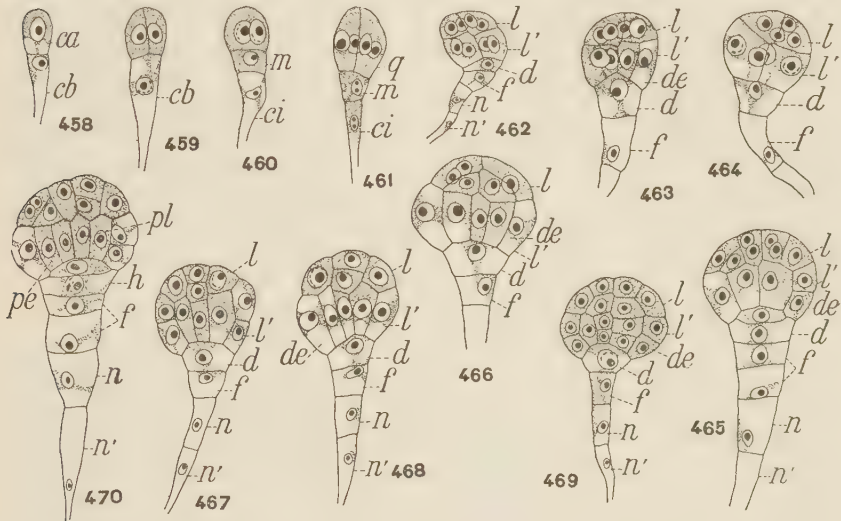


FIG. 458 à 470. — *Streptocarpus* hybride du *S. achimenoeflorus* et du *S. kewensis*. — Embryon : en 460, tétrade ; en 461, quadrants ; en 462 et 464, octants ; en 463, début de la formation du dermatogène. G. : 610..

CONCLUSIONS

Il n'y a pas, chez cet hybride de *Streptocarpus*, d'appareil haustorial chalazien et cela résulte probablement de l'inexistence pratique de tissu conducteur dans la région de l'ovule qui s'est développée rapidement au-dessus du funicule, après la fécondation. La croissance de l'albumen ne se fait qu'aux dépens du tégument ovulaire et à partir de l'haustorium micropylaire ; ce dernier est favorablement placé auprès du funicule et pourrait transmettre à l'albumen les substances nutritives en provenance de l'appareil conducteur.

L'albumen est très réduit, comme souffreteux au début de son développement, l'oospore est presque filiforme et l'embryon reste longtemps très petit.

La disposition d'ensemble de l'ovule par rapport au point d'arrivée des aliments ne semble pas être très favorable à un accroissement rapide de l'albumen et de l'embryon.

Ramondia pyrenaica Rich.

L'emplacement du *R. pyrenaica* dans la classification a fait l'objet de nombreuses discussions qui se reflètent dans les diverses dénominations que l'espèce a successivement reçues : appelée *Verbascum Myconi* par Linné, elle est placée par de Candolle (24) parmi les Solanacées ; de Lapeyrouse (74) lui donne d'abord le nom de *Myconia Borraginea* Lapeyr., puis de *Chaixia Myconi* Lapeyr. et Richard lui attribue enfin le nom de *Ramondia pyrenaica*, qui lui est resté.

Dans l'ordre adopté dans Engler et Prantl (40), le *Ramondia* appartient à la tribu des Ramondiées, de la famille des Gesnéracées ; pour Van Tieghem (146), au contraire, le genre *Ramondia* appartient à la tribu des Gesnérées de la même famille.

Les *R. Nathaliae* et *R. serbica* ont fait l'objet, de la part de Glisic (41), d'observations relatives aux divisions de l'albumen et de l'embryon.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Chez les *Ramondia*, l'ovule est anatrope ; la portion du tégument située en bordure du micropyle est assez abondante et recourbée le long du funicule, ce qui facilite l'arrivée du tube pollinique dans le sac embryonnaire. L'assise externe et l'assise interne persistent et, se lignifiant, concourent toutes deux à la protection de la graine ; les tissus intermédiaires sont écrasés et digérés.

1. — Assise externe du tégument. — Les cellules forment une assise régulière dans les ovules jeunes (fig. 471). Dans la portion *aet* de l'épiderme figurée en 473, les parois externes des cellules se sont déjà épaissies et font saillie à la surface du tégument ; aux stades plus âgés, les parois externes finissent par former des sortes de dômes ou de papilles au-dessus de la cellule, ce qui explique l'aspect bosselé de la périphérie des ovules figurés en 474 et 475 ; les papilles sont plus rapprochées aux extrémités chalazienne et micropylaire où les cellules sont plus petites.

2. — Assise interne du tégument. — Elle est différenciée en tapis sur une grande partie de la périphérie de la chambre chalazienne, ses cellules sont hautes et se divisent dans les ovules jeunes (fig. 472), s'étirent et se lignifient rapidement dans les ovules plus âgés (fig. 473).

B. — Le sac embryonnaire. — Comme chez les *Streptocarpus*, il comprend une grande chambre chalazienne et une petite chambre

micropylaire ; la première est entourée par le tapis, la seconde est bordée de cellules petites et allongées.

1. — Antipodes. — Le jeune sac embryonnaire renferme trois antipodes en 472 ; elles sont disparues en 473.

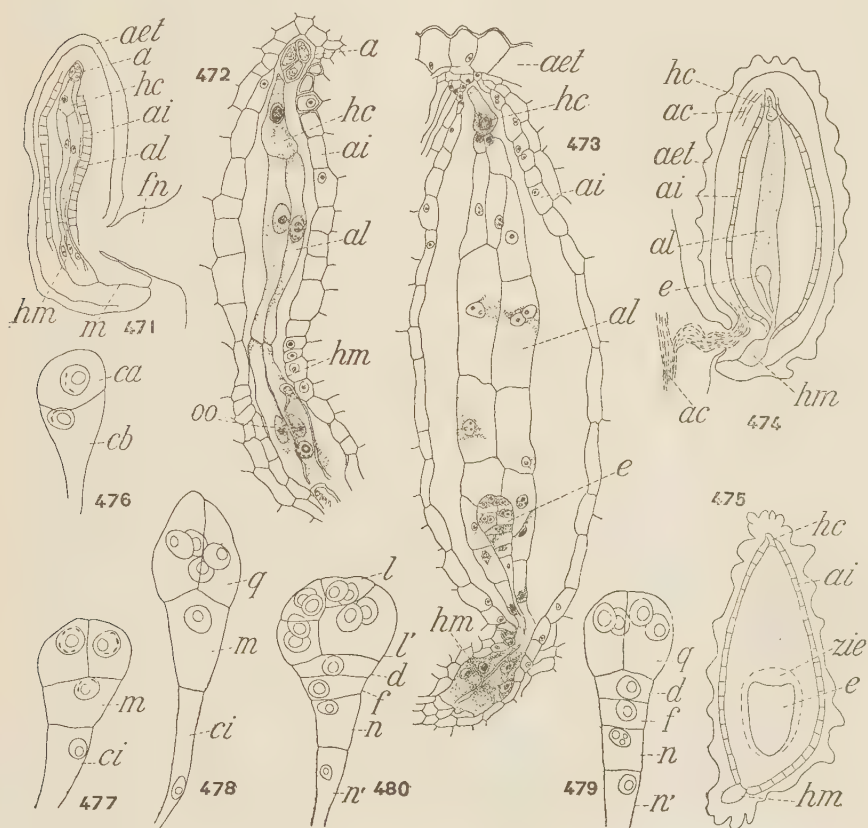


FIG. 471 à 480. — *Ramondia pyrenaica* Rich. — Albumen et embryon : en 471 et 474, coupes schématiques d'ovules ; en 472 et 473, albumens correspondant ; en 475, coupe longitudinale d'un ovule âgé ; en 477, tétrade régulière en T ; en 478 et 479, quadrants ; en 480, octants. fn, funicule. G. : 60 pour 475 ; 90 pour 474 ; 200 pour 471 et 473 ; 400 pour 472 ; 610 pour les embryons.

2. — Albumen. — Glisic a indiqué quelles étaient les divisions initiales de l'albumen chez les *R. Nathaliae* et *serbica* : la cellule chalazienne, différenciée lors du premier cloisonnement, reste indivise et uninucléée jusqu'à ce que l'albumen se soit définitivement constitué ; de son côté, la cellule micropylaire se divise encore une fois transversalement et donne naissance aux initiales de l'albumen

proprement dit et de l'haustorium micropylaire. En 472, on retrouve, chez le *R. pyrenaica*, les trois étages fondamentaux de l'albumen.

a) Albumen proprement dit. — Il est formé de deux cellules allongées en 472. En 473, les divisions ont été surtout transversales, mais il se produit également des divisions longitudinales ; les cellules en bordure des deux haustoriums sont plus petites, leur protoplasme est accumulé, avec les noyaux, sur la paroi qui les sépare des suçoirs, les noyaux sont plus petits que ceux des autres cellules de l'albumen proprement dit. En 475, l'albumen s'est développé en longueur et en largeur ; il est plus volumineux dans la région inférieure où se développe l'embryon que dans la région chalazienne.

b) Haustorium chalazien. — Il est réduit à une cellule uninucléée en 472 ; le protoplasme est dense dans l'amincissement chalazien, il est vacuolaire dans la région de contact avec l'albumen proprement dit. Le noyau a une taille sensiblement égale à celle des deux noyaux des cellules sous-jacentes, mais le nucléole est volumineux ; la cellule n'arrive pas au contact de l'extrémité du sac, elle en est séparée par les antipodes. En 473, l'haustorium chalazien est constitué par une petite cellule en forme de coin, au protoplasme dense et chromatophile ; le noyau a des contours peu définis et se distingue mal du protoplasme avoisinant ; le suçoir est en rapport avec de très petites cellules du tégument qui se trouvent situées au point d'aboutissement de l'appareil conducteur.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Il est constitué par deux cellules séparées par une paroi longitudinale en 472 ; les noyaux sont peu volumineux, le protoplasme est peu dense. En 473, les deux cellules se sont cloisonnées transversalement, amenant la création de deux étages de deux éléments ; le protoplasme est dense, très colorable, les noyaux sont petits, leur contour n'est pas toujours très net. L'haustorium micropylaire persiste plus longtemps que le suçoir chalazien.

3. — Embryon. — Le développement de l'embryon s'effectue sensiblement comme celui des *Streptocarpus* : il existe des formes régulières jusqu'au moment de la différenciation des histogènes internes, mais, à partir de ce stade, de nombreuses anomalies peuvent se produire.

Typiquement, le proembryon bicellulaire (fig. 476) donne, par double bipartition, une tétrade en T régulière (fig. 477). Les qua-

drants surmontent un suspenseur bicellulaire en 478, quadricellulaire en 479. Le stade des octants est figuré en 480 et 481 ; le suspenseur est alors quadri- ou pentacellulaire.

La différenciation de l'hypophyse, très précoce, s'effectue au stade des octants, par division longitudinale de la cellule supérieure *d* du suspenseur ou de sa descendante immédiate (fig. 482 à

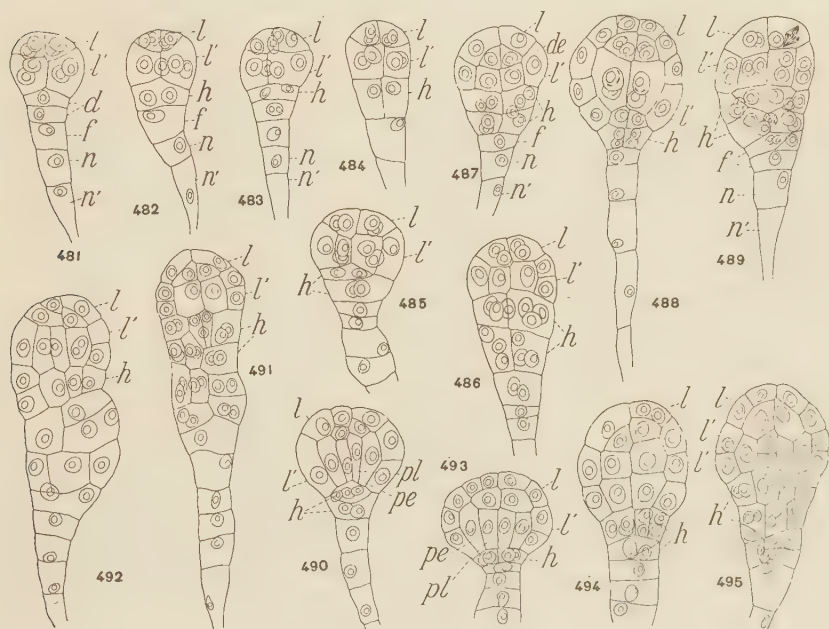


FIG. 481 à 495. — *Ramondia pyrenaica* Rich. — Embryon (suite) : en 481, octants ; en 482, 483, 484, différenciation de l'hypophyse ; de 485 à 495, dermatogène et histogènes internes ; renflements anormaux du suspenseur en 486, 491, 492 et 495. G. : 460.

484) ; la cloison peut être également horizontale, d'après certaines formes observées à des stades plus avancés ; en 485, elle s'insère, partie sur le bord inférieur de l'hypocotyle, partie sur la paroi externe de la cellule mère. Le dermatogène apparaît d'abord dans l'étage inférieur *l'* de l'embryon. En 487, il est constitué sur tout le pourtour du globule embryonnaire. Assez fréquemment, des cloisons anticlines verticales prennent naissance dans l'étage *l* comme en témoignent les figures 490 et 496 ; en 492, il s'agit de cloisons anticlines horizontales. Le périblème et le plérôme se différencient (fig. 490 et 493), puis les diverses cellules de l'étage *l'* se divisent transversalement (fig. 496 et 497) ; dans la région cotylée, les seg-

mentations deviennent également nombreuses. De 500 à 503, l'embryon présente un aspect tout à fait conforme au type *Veronica* ; les anomalies résident dans les modifications qui apparaissent au niveau du suspenseur.

Immédiatement après l'individualisation du dermatogène, le suspenseur augmente fréquemment de volume, surtout au niveau de l'hypophyse (fig. 484 et 487) où les divisions des cellules se poursuivent rapidement et de façon irrégulière (fig. 489) ; le renflement

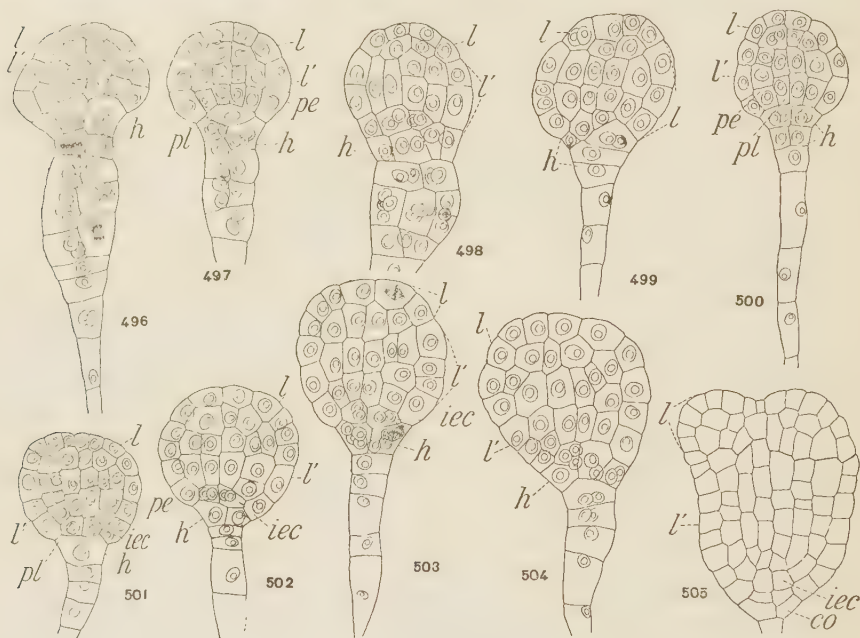


FIG. 496 à 505. — *Ramondia pyrenaica* Rich. — Embryon (suite). G. : 460 ; 300 pour 505.

du suspenseur peut atteindre également les cellules inférieures à l'hypophyse (fig. 491, 492, 496, 498, etc.) ; il s'agit là d'un cas tout à fait analogue à ceux qui ont été signalés par Souèges chez les Campanulacées (133) et les Bignoniacées (136) et par moi-même, chez les Lobéliacées (32) ; jamais, chez les *Ramondia*, ces proliférations du suspenseur n'aboutissent pas à la formation d'un véritable embryon et, d'autre part, il est difficile de savoir si, étant donné leur contact immédiat avec l'hypophyse, les cellules anormales du suspenseur *sensu stricto* interviennent dans la formation de la coiffe.

Le suspenseur *sensu lato* comprend assez rapidement dix étages

(fig. 491 et 496). Dans l'embryon, au moment de l'apparition des protubérances cotylédonaire, la différenciation morphologique des histogènes internes ne s'est pas encore produite (fig. 505). Rappelons que Glisic (41) avait déjà conclu, lors de son étude sur les *Ramondia*, que les divisions cellulaires de l'embryon concordaient assez exactement avec celles du *Capsella*.

CONCLUSIONS

Chez le *R. pyrenaica*, l'haustorium chalazien joue un rôle assez passager dans la nutrition de l'albumen ; l'haustorium micropylaire agit beaucoup plus longtemps ; il est favorablement situé par rapport à la région du raphé et peut servir d'intermédiaire entre l'appareil conducteur et l'albumen.

Comme pour les Verbénacées, on peut discuter sur le terme d'appareil haustorial appliqué aux cellules de la région micropylaire des *Ramondia* ; aux raisons données au sujet des Verbénacées en faveur de cette appellation, s'ajoute la perte presque totale, ici, du pouvoir de division.

Le tapis joue peut-être un rôle actif dans la nutrition de l'albumen, lors de ses premiers cloisonnements ; en tout cas, il le perd rapidement et sa lignification postérieure lui confère finalement un rôle protecteur dans la graine adulte.

Conclusions générales sur les Gesnéracées.

Glisic, à propos du *Roettlera*, déclarait que « des recherches ultérieures sur d'autres Gesnéracées nous indiqueraient si la présence des haustoriums est un caractère général et jusqu'à quel point les rapports des haustoriums, à l'intérieur de la famille, pouvaient trouver leur application dans la systématique ». Les *Streptocarpus* constituent un cas remarquable par l'absence d'un haustorium chalazien ; par contre, l'haustorium micropylaire existe comme chez les autres Gesnéracées. De son côté, le *Ramondia pyrenaica* est certainement proche des *R. Nathaliae* et *serbica*, décrits par Glisic, et ses deux suçoirs, en particulier, sont identiques à ceux des autres espèces.

Des haustoriums chalaziens mononucléés ou binucléés ont été décrits chez les *Klugia*, les *Ramondia*, les *Corytoloma*, les *Roettlera* et les *Rhytidophyllum* ; chez l'*Haberlea rhodopensis*, il peut y avoir

une cellule binucléée ou trinucléée, ou plusieurs cellules uninucléées ; chez tous ces genres, et chez les *Streptocarpus* également, il existe des haustoriums micropylaires, souvent peu importants.

Ces caractères rapprochent bien les Gesnéracées des autres Labiatiflores et cela est encore confirmé par le mode de développement de l'embryon.

A propos de l'embryon, on peut ajouter que les modalités de cloisonnement dans la région cotylée et la différenciation morphologique tardive des histogènes internes permettent de considérer les Gesnéracées comme appartenant à un type relativement primitif.

5. — BIGNONIACÉES

C'est avec les Scrofulariacées que les Bignoniacées présentent les liens de parenté les plus étroits ; elles en diffèrent par les graines exalbuminées et par la structure du fruit mûr. Elles sont beaucoup moins proches des Gesnéracées (Wettstein (155)). Dans Engler et Prantl, la classification en a été dressée par K. Schumann (104).

Le travail embryologique le plus récent sur les Bignoniacées est celui de J. Mauritzon (82) ; il est important parce que faisant connaître en détail les premières divisions de l'albumen et portant sur un assez grand nombre de genres et d'espèces : les *Incarvillea compacta*, *grandiflora*, *Olgae* et *Delavayi*, le *Bignonia Tveediana*, les *Catalpa bignonioides* et *Kaempferi*, le *Jacaranda mimosaefolia* et le *Pithecoctenium clematideum*. L'auteur a mis en évidence deux types d'albumen bien différents, l'un correspondant au type *Incarvillea* et l'autre au type *Bignonia*. Chez les *Incarvillea*, il existe un haustorium chalazien en demi-lune, provenant d'une cellule primaire qui ne se redivise plus ; l'haustorium micropylaire est très grand, en forme de vésicule ; il est plus grand que l'albumen proprement dit, lui-même étroit, sauf dans la région chalazienne qui comprend l'embryon. Chez les *Bignonia*, s'il existe un appareil haustorial chalazien de quatre cellules, il n'y a pas par contre d'haustorium micropylaire.

Les travaux qui ont précédé ceux de Mauritzon n'ont plus qu'un bien moindre intérêt : Hofmeister (61 et 62) a étudié la formation de l'albumen et de l'embryon chez le *Catalpa syringaefolia* ; L. Guignard (50) a constaté le développement normal du sac embryonnaire du *Bignonia capensis*, Duggar (36) a envisagé la genèse des grains de pollen et de l'embryon du *Bignonia venusta* et Samuelsson (93) a décrit un endosperme cellulaire chez l'*Eccremocarpus scaber*.

L'étude du développement de l'embryon, entreprise par R.

Souèges (136) chez le *Catalpa Kaempferi* Sieb. et Zucc., a confirmé la parenté qui existe entre les Scrofulariacées et les Bignoniacées.

Catalpa Kaempferi Sieb. et Zucc.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est très volumineux, mais seule la partie comprise immédiatement autour du sac embryonnaire intervient comme réserve digestive vis-à-vis de l'albumen.

1. — Hypostase. — Elle est constituée d'éléments à parois épaissies, mais cellulósiques, disposés en files sensiblement rayonnantes autour de l'extrémité chalazienne du sac embryonnaire. On examinera plus loin en détail les importants phénomènes digestifs qui se produisent à son niveau.

2. — Assise interne du tégument. — On peut considérer comme un tapis l'assise interne du tégument qui borde la partie supérieure du sac embryonnaire, à l'exception de la région chalazienne ; elle est formée de cellules disposées régulièrement, quelques assises voisines sont dans le même cas que l'assise la plus interne et gardent également à ce niveau le caractère méristématique.

B. — Le sac embryonnaire. — Il comprend un espace chalazien petit, entouré par l'hypostase, et une chambre beaucoup plus vaste dont la partie supérieure est bordée par le tapis.

1. — Albumen. — Les premiers stades du développement de l'albumen ont été mis en évidence par Mauritzon chez le *Catalpa bignonioides*. Une cloison transversale apparaît dans le jeune sac embryonnaire ; la cellule chalazienne donne généralement quatre cellules juxtaposées qui ne se divisent plus ; elles sont caractérisées par la présence d'un épais protoplasme ; elles constituent l'appareil haustorial chalazien ; la cellule micropylaire donne également quatre cellules juxtaposées qui s'allongent, puis, par des divisions ultérieures, engendrent l'albumen proprement dit ; il n'y a pas d'haustorium micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — En 506, l'albumen proprement dit renferme deux zones assez distinctes : la zone chalazienne est entourée par des cellules tégumentaires, disposées régulièrement, que l'on peut considérer comme appartenant à un tapis et la zone

micropylaire est bordée de cellules tégumentaires plus grandes et moins régulières qui ne possèdent pas le caractère méristématique. Dans la zone chalazienne, les divisions sont rapides ; elles se produisent surtout transversalement ; dans la zone micropylaire, les cellules sont peu nombreuses, grandes, et se divisent lentement, les

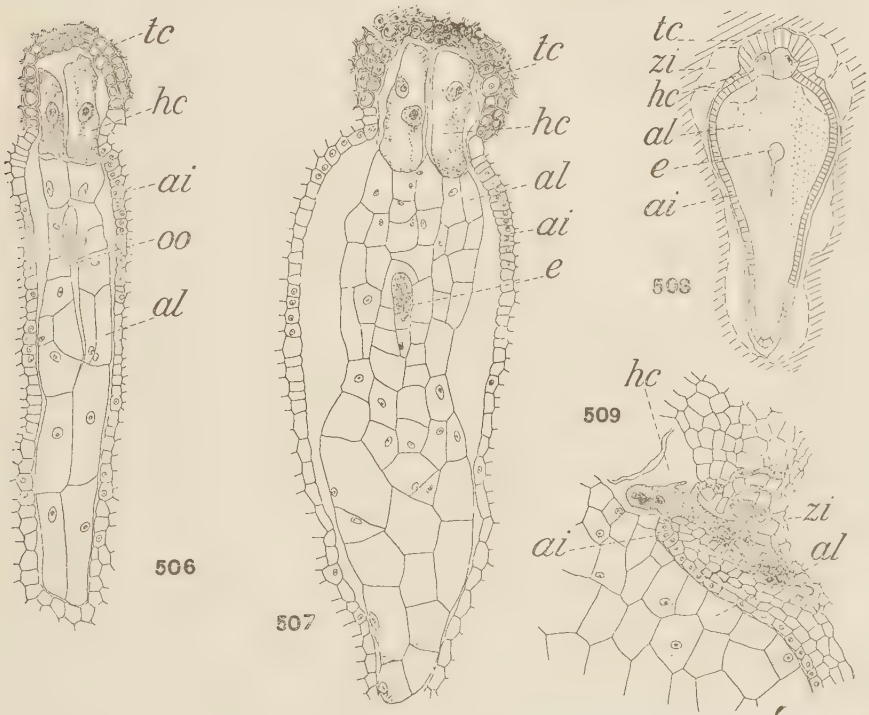


FIG. 506 à 509. — *Catalpa Kaempferi* Sieb. et Zucc. — Albumen : en 506 et 507, coupes longitudinales de jeunes albumens ; en 508, schéma d'un sac embryonnaire et, en 509, haustorium chalazien: le suçoir envoie des ramifications, entre les cellules de l'hypostase *tc*, vers la zone d'influence digestive *zi*. G. : 27 pour 508 ; 117 pour 506 et 507 ; 160 pour 509.

noyaux sont assez volumineux, mais leur taille est en rapport avec celle des cellules ; rien ne témoigne d'une activité spéciale de cette région. En 507, l'albumen est formé de nombreux éléments disposés sans symétrie, mais on reconnaît toujours deux zones distinctes par la taille et le pouvoir de division plus ou moins élevé de leurs cellules. Le schéma figuré en 508 correspond à un albumen plus âgé ; ce dernier est formé d'une région élargie, correspondant à l'albumen chalazien et d'une partie amincie, correspondant à la zone micropylaire.

b) Appareil haustorial chalazien. — En 506, il comprend quatre éléments dont deux seulement sont visibles sur la figure, les cellules sont encore relativement peu volumineuses, les noyaux sont importants, le protoplasme est très colorable. En 507, les cellules de l'appareil haustorial deviennent plus grandes ; chacune renferme un noyau d'une vingtaine de μ de diamètre, au contour irrégulier ; le protoplasme, réparti primitivement de façon assez uniforme, tend à se condenser sur les parois des cellules. Peu après ces stades, se placent les phénomènes les plus intéressants de l'activité haustoriale chez les *Catalpa* : les noyaux s'accolent au tissu de l'hypostase et poussent des pseudopodes entre les cellules qui, nous l'avons vu, sont disposées en files rayonnantes autour de l'extrémité du sac embryonnaire ; le protoplasme qui accompagne les noyaux finit par entrer en contact avec la zone externe du tégument où un ensemble de cellules subit une destruction totale. En 509, on peut constater le nombre élevé de ces ramifications étroites, mais riches en protoplasme, qui serpentent entre les cellules de l'hypostase. Cette particularité n'est pas signalée par Mauritzon qui écrit simplement : « Les quatre cellules de l'haustorium chalazien croissent, mais pénètrent modérément dans le tissu cellulaire de la chalaze. »

2. — Embryon. — L'oospore traverse toute la région micropylaire de l'albumen sans s'y arrêter ; elle se place immédiatement au sein de la zone chalazienne et continue à s'accroître lentement tandis que l'albumen atteint sa pleine extension.

Le développement de l'embryon du *C. Kaempferi* a été étudié par R. Souèges (136) ; il peut être comparé très étroitement à celui du *Veronica arvensis* ; il s'écarte du type embryonomique des Crucifères par le mode de formation des quadrants ; d'après R. Souèges, « il offrirait encore moins de constance dans les processus de génération de la tétrade, dans la succession des divisions qui président à la constitution de la partie cotylée et de l'hypophyse ».

CONCLUSIONS

Il est permis d'attribuer une importance physiologique considérable au volumineux appareil chalazien qui finit par se mettre en relation avec les zones de digestion du tégument par des prolongements poussés à travers l'hypostase. Chez les *Catalpa*, il n'est plus permis de parler d'un appareil haustorial micropylaire et, cepen-

dant, la zone micropylaire de l'albumen proprement dit en possède les caractères ; d'abord, elle est située dans une région du sac embryonnaire non entourée par le tapis, ensuite les cellules se divisent de façon bien moins intense que dans la région chalazienne ; enfin, l'oospore traverse ce groupe de cellules sans s'y arrêter, absolument comme elle traverse toutes les formations haustoriales des Labia-tiflores dans les régions micropylaires ; néanmoins, aucune activité physiologique spéciale ne semble s'exercer au niveau de la zone micropylaire de l'albumen.

Le développement de l'albumen semble très comparable à celui des Martyniacées, décrit par Balicka-Iwonowska (6), Anderson (1) et Martini (80) ; chez les *Proboscidea*, on remarque cette même présence d'un haustorium chalazien quadrinucléé, d'un albumen proprement dit, divisé en deux zones, dont l'une, plus élargie, comprend le proembryon. Anderson, suivi en cela par Martini, attribue les formations haustoriales du *Proboscidea Jussieui* à une différenciation des antipodes ; mais, dans le *Proboscidea lutea*, elles sont issues, d'après Martini, des premiers cloisonnements de l'albumen, donc similaires à celles des Bignoniacées.

6. — PLANTAGINACÉES

Ainsi que le rappellent II. Harms et C. Reiche (53) dans Engler et Prantl, la situation des Plantaginacées dans la classification est très controversée ; on s'est habitué à les considérer comme appartenant au groupe des Labiatiflores (Döll, Eichler) et Vesque (147) leur trouve des analogies avec les Labiées ; cependant, les Plantaginacées possèdent d'étroits rapports avec les Campanulacées ; on les rapproche quelquefois des Plombaginées et Baillon (3) leur assigne une place à côté des Solanacées. La question de la position naturelle des Plantaginacées a été reprise en détail par Mattei (81) en 1909.

Dans des cas aussi discutés, l'étude embryologique peut être d'un grand secours ; les travaux déjà réalisés, tant sur l'albumen que sur l'embryon, semblent apparenter les Plantaginacées aux Labiées et surtout aux Scrofulariacées. Seuls, les *Plantago* ont été étudiés à ce point de vue, parmi les trois genres que comprend la famille.

L'albumen a été l'objet d'assez nombreuses observations principalement de la part de Balicka-Iwanowska (6), de Schnarf (99) et, plus récemment, de Souèges (127). Balicka-Iwanowska a examiné de nombreuses espèces : *P. maritima*, *P. coronopus*, *P. arenaria*, *P. major*, *P. lanceolata* ; elle a trouvé, dans tous les cas, un haustorium micropylaire très développé et a montré que le *P. lanceolata* présentait des particularités nettes et curieuses, spéciales à son espèce ; K. Schnarf s'est attaché particulièrement à l'étude des premiers cloisonnements de l'albumen du *P. media* et R. Souèges a confirmé, pour le *P. lanceolata*, l'existence des deux suçoirs, sans insister sur le développement détaillé de l'albumen, ses investigations portant avant tout sur un cas de polyembryonie ; citons encore, les travaux de Hofmeister (62) et de Buscalioni (22) sur le *P. lanceolata*, de Rössler (89) sur le *P. major* et de Shadowsky (109) sur le *P. major* L. f. *phyllostachya* Walbr.

Dans une étude parue en 1923 (126), R. Souèges a démontré que

l'embryon du *P. lanceolata* se développait selon les mêmes lois que celui du *Capsella Bursa-pastoris*, que ce mode de développement le rapprochait des Labiées et, plus spécialement, des Scrofulariacées.

Plantago lanceolata L.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Il est très important dès les premiers stades du développement de l'albumen ; il est abondant surtout autour du long micropyle et au-dessous de la chalaze (fig. 512). En bordure de l'albumen, sur sa face opposée au raphé, il existe plusieurs assises de cellules à contenu dense et à aspect méristématique ; l'assise la plus interne conserve plus longtemps ce caractère et peut, par suite, être considérée comme constituant le tapis.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est différent de celui des autres Labiatiflores en général, parce que l'appareil haustorial micropylaire et l'haustorium chalazien entrent dès le début tous deux en contact, sur toute la longueur de leurs parois, dans la région du raphé ; l'inexistence d'une paroi du sac en bordure du raphé explique que le sac embryonnaire ne peut se développer que sur la face opposée au raphé ; ainsi, la chambre chalazienne s'accroît latéralement par rapport à la cavité primitive jusqu'au moment où ses limites sont brisées par l'albumen, qui digère ensuite les tissus tégumentaires. La chambre micropylaire est très étroite à l'origine ; elle devient beaucoup plus vaste grâce à l'activité digestive qu'exercent sur le tégument les cellules haustoriales qu'elle contient.

1. — Albumen. — Chez le *P. media*, Schnarf a indiqué quelles étaient les premières segmentations de l'albumen : la cellule chalazienne isolée lors du cloisonnement initial de l'albumen ne se divise plus et devient binucléée ; elle est l'origine de l'haustorium chalazien ; de la cellule micropylaire dérivent deux étages superposés dont l'un correspond à l'albumen proprement dit, l'autre à l'appareil haustorial micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — Il est constitué en 510 par quelques assises de cellules qui se développent surtout du côté opposé au raphé ; dans cette direction, les éléments de l'assise interne du tégument se multiplient pour permettre cet accroisse-

ment. En 511, on constate que l'albumen forme une sorte de coiffe sur les deux suçoirs placés latéralement. En 513 et 514, non seulement l'albumen proprement dit s'étend au-dessous du niveau de la chalaze, mais encore latéralement, par rapport à la chambre

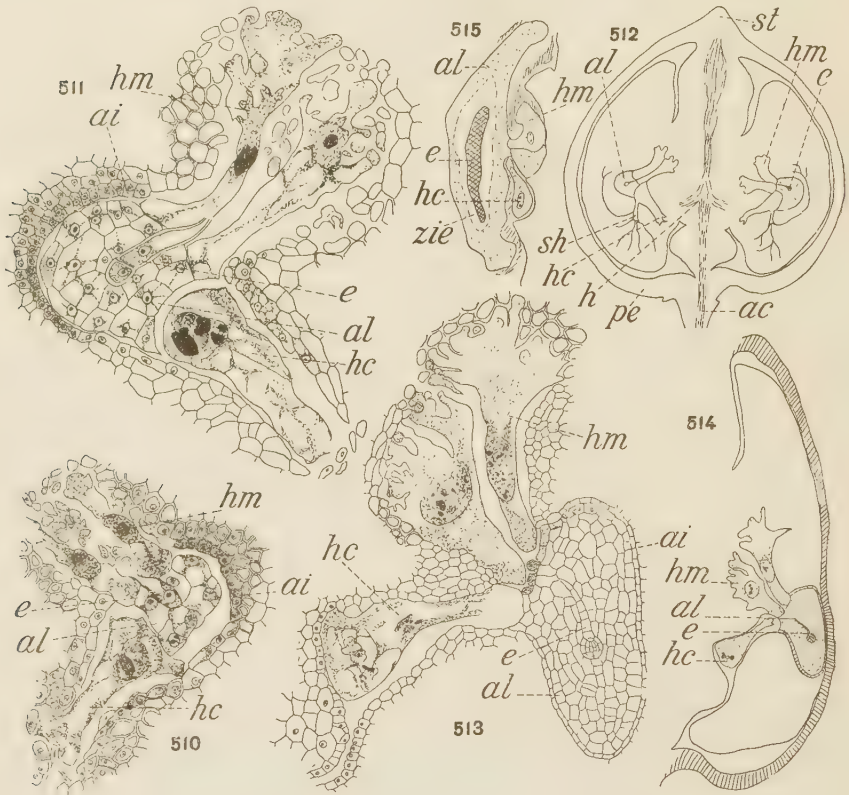


FIG. 510 à 515. — *Plantago lanceolata* L. — Albumen : en 512, 514 et 515, coupes longitudinales schématiques de carpelles ; en 510, 511 et 513, coupes d'albumens. G. : 13 pour 515 ; 40 pour 512 et 514 ; 90 pour 513 ; 200 pour 510 et 511.

micropylaire ; à ce stade, le tapis accompagne toujours l'albumen dans son développement, mais ses cellules, de plus en plus étirées, subissent passivement la pression continue de l'albumen ; les éléments de l'albumen proprement dit en contact avec les suçoirs micropylaires renferment un protoplasme beaucoup plus dense ; il n'en est pas de même en bordure de l'haustorium chalazien qui est en voie de désorganisation à ce moment. En 515, l'albumen a digéré tout le tégument qui s'était auparavant fort accru ; il a

respecté la région du raphé et l'ensemble des suçoirs vieillis ; il est creusé d'une grande cavité créée par l'embryon.

b) *Haustorium* chalazien. — Balicka-Iwanowska l'a décrit en ces termes : c'est un *haustorium* « très riche en contenu protoplasmique et en noyaux qui vient déboucher dans le creux entre l'ovule et le placenta »... « La partie externe de l'*haustorium* chalazien se bifurque fréquemment et, dans un cas observé, les deux ramifications, munies d'une membrane propre, pénètrent librement au loin. »

En 510, la cellule chalazienne est grosse ; étirée en direction de la chalaze, elle digère les cellules situées au fond de la cavité ; à l'opposé du raphé, une ramification commence à se créer au sommet de la cellule, en direction du tégument ovulaire. Sur les deux noyaux, un seul est visible sur la figure ; il atteint le diamètre moyen de $20\ \mu$, il est pourvu d'un gros nucléole et d'un autre plus petit ; le protoplasme est dense surtout en bordure de l'albumen proprement dit. En 511, les caractéristiques sont à peu près les mêmes quant au protoplasme ; les noyaux ont à présent un diamètre supérieur à $30\ \mu$ et renferment de nombreux nucléoles à contour irrégulier ; le suçoir continue de détruire la région du tégument situé dans la région chalazienne : avant d'être résorbées, les cellules tégumentaires sont isolées les unes des autres par destruction de la lamelle moyenne et cela sur une plus ou moins grande profondeur. En 512, figure le schéma de l'ovule correspondant à l'albumen qui vient d'être décrit. La ramification qui, en 510, commençait à pénétrer dans le tégument, atteint ici un développement considérable ; de son extrémité, part une série de canaux qui vont drainer en quelque sorte le contenu cellulaire du tégument situé au-dessous du sac embryonnaire et sur la face externe de l'ovule ; je ne crois pas, contrairement à ce qu'en pense Balicka-Iwanowska, qu'ils possèdent une membrane propre, ils n'ont comme limites que les parois des cellules entre lesquelles ils s'insinuent. En 513, le suçoir chalazien a poussé une branche qui met l'albumen en communication directe, au niveau de l'aine du funicule, avec la cavité circonscrite par le péricarpe ; d'autre part, le diverticule latéral situé au sommet du même suçoir a poussé de nombreuses ramifications dirigées, pour la plupart, vers la base de l'ovule, mais d'autres, longeant le sac embryonnaire, vont rejoindre les ramifications des suçoirs micropylaires, sans communiquer apparemment avec elles ; les noyaux de l'*haustorium* sont fragmentés chacun en deux masses principales dont le contenu semble diffuser dans le protoplasme

environnant. En 515, le suçoir chalazien est toujours identifiable ; par sa situation latérale par rapport à l'ovule, il se trouve protégé de l'empiètement de l'albumen proprement dit, mais il a perdu toute apparence d'activité.

c) Appareil haustorial micropylaire. — Le suçoir micropylaire est fort complexe ; il est constitué rapidement par quatre cellules dont deux s'allongent vers le raphé et deux autres vers le micropyle (fig. 510) ; les noyaux, très volumineux (plus de 20 μ de diamètre en moyenne), suivent de très près la portion terminale de la branche qui s'insère entre les cellules tégumentaires digérées progressivement. En 511, les noyaux, encore plus volumineux, prennent un aspect amiboïde ; ils poussent des pseudopodes vers les régions où se produit la digestion des tissus ; le protoplasme envoie des ramifications entre les cellules du tégument. En 513, les diverticules primitifs qui se créaient à l'extrémité du suçoir tendent à se réunir, par digestion des files de cellules intermédiaires ; les noyaux sont toujours volumineux et on assiste à une fragmentation nucléaire intense. En 514, les quatre suçoirs micropylaires persistent, mais présentent l'aspect de cellules vieilles, sans activité ; ils sont intimement accolés entre eux, à l'haustorium chalazien et au raphé.

2. — Embryon. — L'embryon du *P. lanceolata* étudié par R. Souèges (126) présente des ressemblances très étroites avec celui du *Veronica arvensis*. L'hypophyse est engendrée par la cellule fille supérieure de *d*, petite-fille de *m*. ; chez la plupart des Labiatiflores (Labiées, Verbénacées, etc.), elle tire directement son origine de la cellule *d*, fille de *m*.

CONCLUSIONS

Ici, l'alimentation directe de l'albumen et de l'embryon par l'appareil conducteur semble s'effectuer difficilement ou peu. On se trouve reporté à un cas semblable à celui de certaines *Stachyoideae* où l'alimentation de l'albumen s'effectue par digestion progressive du tégument volumineux.

Au début des segmentations, l'intervention des suçoirs paraît nécessaire pour que l'albumen puisse se développer aux dépens du tégument, mais, à partir d'un certain moment, bien avant que l'albumen ait atteint son plein développement, les suçoirs perdent de leur activité ; ils ne pénètrent pas beaucoup, du reste, dans les volumineux tissus de la région micropylaire. Le jeune albumen

aurait donc besoin d'appareils spécialisés pour commencer à s'accroître, puis il se développerait ensuite par ses propres moyens, aux dépens du tégument. Nous savons que c'est également le cas probable pour beaucoup de *Stachyoideae*.

En résumé, les faits constatés chez le *P. lanceolata* sont très voisins de ceux que l'on a observés chez les Labiées les plus évoluées ; cependant, l'état pluricellulaire de l'appareil haustorial micropylaire constitue un caractère généralement considéré comme primitif.

Les faits rapportés au sujet du *P. lanceolata* sont presque identiques à ceux que Schnarf a relatés pour le *P. media* ; cependant, les quatre tubes du suçoir, au lieu d'être intimement accolés comme chez le Plantain lancéolé, sont bien isolés dans la région micropylaire du *P. media*.

7. — LOGANIACÉES

Les Loganiacées présentent à la fois des analogies avec les Labiatiflores et les Rubiales ; si certains caractères externes séparent les *Contortae* actuelles des Labiatiflores, les deux séries doivent, cependant, d'après Wettstein (155), se rapporter à de proches ancêtres ; le même auteur fait des Buddléiacées une famille autonome distincte des Loganiacées, alors qu'elles sont fréquemment considérées comme une simple tribu, celle des *Buddleioideae* (H. Solereder (111) dans Engler et Prantl) ; les Buddléioïdées constituent les Loganiacées les plus proches des Labiatiflores.

P. Dop (34), à la suite de son étude sur les *Buddleia*, conclut que la structure de leur albumen les rapproche des Scrofulariacées. Ce tissu est en effet cellulaire et comporte deux haustoriums micropylaire et chalazien. Cette conclusion est à rapprocher de celle que R. Souèges (137) tire de son étude sur l'embryon.

Buddleioideae.

Buddleia variabilis Hemsley.

L'ovule des *Buddleioideae* n'a été encore que fort peu étudié ; sur ce sujet, à ma connaissance, seules les observations de Dahlgren (33) et de Dop (34) sont à signaler ; ce dernier auteur a étudié la formation du sac embryonnaire du *B. variabilis* Hemsley et du *B. curviflora* Hook. et Arn. Mais, seule la dernière espèce a servi à la description de l'albumen, description fondamentalement incomplète, puisqu'elle n'embrasse pas l'examen des premières divisions de ce tissu. C'est pourtant à ce stade qu'apparaissent surtout les analogies que l'on peut établir entre les haustoriums des Labiées et ceux des *Buddleioideae*. Le *B. variabilis* Hemsley fera l'objet de mes descriptions.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

A. — Le tégument ovulaire. — Le tégument est très développé par rapport au petit sac embryonnaire qui existe lors de la fécon-

dation. Il est abondant surtout dans la région micropylaire terminée en une longue pointe et au-dessus du niveau de la chalaze où il affecte la forme d'une sorte de capuchon.

Presque toute l'assise périphérique du sac est différenciée en une assise épithéliale qui a conservé le caractère méristématique dans les ovules jeunes ; on la voit nettement définie en 516, 518 et 519 ;

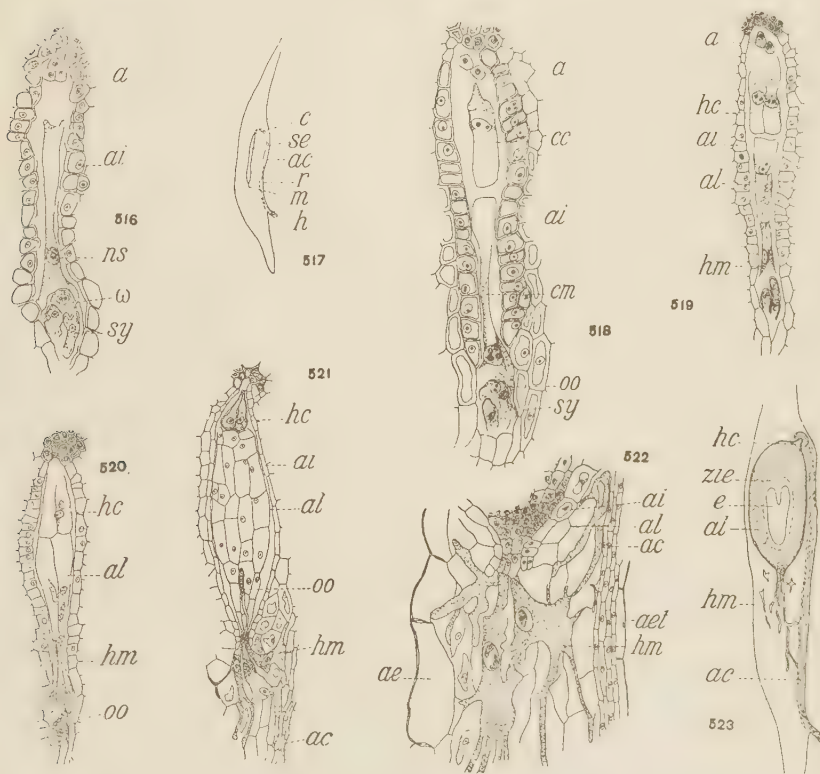


FIG. 516 à 523. — *Buddleia variabilis* Hemsley. — Albumen : en 516, sac embryonnaire avant fécondation ; en 517, coupe longitudinale d'un ovule non fécondé ; de 518 à 521, développement de l'albumen ; en 522, haustorium micropylaire isolé ; en 523, coupe longitudinale schématisée d'un ovule âgé. G. : 30 pour 517 et 523 ; 120 pour 522 ; 150 pour 519 et 520 ; 300 pour 516 et 518.

en 521, les cellules ne se divisent plus, s'allongent, leurs parois se lignifient ; l'assise perd son aspect de tissu jeune et concourra à la protection de la graine adulte.

Une hypostase, qui finit par se lignifier, coiffe le sac dans sa région chalazienne.

B. — Le sac embryonnaire. — Il est formé de deux chambres : la chambre chalazienne est allongée et s'accroît fortement sans que l'albumen brise les limites que lui impose le tapis (fig. 523) ; la chambre micropylaire est très étroite et suffit seulement lors des tout premiers stades du cloisonnement de l'albumen au suçoir qu'elle contient : l'appareil haustorial se développe ensuite aux dépens des tissus de la région micropylaire.

1. — Antipodes. — On observe trois antipodes au sommet de la chambre chalazienne au moment de la fécondation (fig. 516) ; en 518 et 519, stades très jeunes du développement de l'albumen, elles sont en voie de désorganisation.

2. — Albumen. — Le premier cloisonnement est transversal (fig. 518) ; la cellule chalazienne est à l'origine de deux (fig. 519), puis quatre cellules (fig. 520) séparées par des cloisons longitudinales : c'est la cellule mère de l'appareil haustorial chalazien ; la cellule inférieure ou micropylaire s'est divisée, en 519, en plusieurs cellules disposées en trois étages ; comme l'étage supérieur est encore unicellulaire, il en résulte que le premier cloisonnement était transversal. En 520, on retrouve, comme chez la généralité des Labiatiflores, un appareil haustorial chalazien, un albumen proprement dit et un suçoir micropylaire.

a) Albumen proprement dit. — En 520, il est formé de trois cellules juxtaposées, étirées en longueur, munies de noyaux allongés et un peu sinueux ; en 519, il comprend deux étages, l'un unicellulaire, l'autre formé de deux cellules séparées par une cloison longitudinale. Les divisions sont rapidement nombreuses, surtout dans la partie moyenne du sac et l'albumen prend, d'abord, la forme d'un fuseau (fig. 521), puis, aux stades âgés, un aspect ovoïde (fig. 523). Les cellules situées près de l'haustorium micropylaire sont plus petites et ont un protoplasme plus dense que les autres éléments de l'albumen proprement dit (fig. 522).

b) Appareil haustorial chalazien. — Il est bicellulaire en 519, quadricellulaire en 520, mais il ne prend que plus tard un aspect spécialisé. En 521, les cellules sont amincies vers l'hypostase, le protoplasme est très colorable ; cependant, ni les cellules, ni les noyaux ne sont jamais bien volumineux et le suçoir chalazien cesse de fonctionner plus rapidement que l'appareil haustorial micropylaire.

c) Appareil haustorial micropylaire. — En 519, il est bicellulaire

et les cellules ne pénètrent pas encore dans la chambre micropylaire. En 520, quatre cellules débouchent, sans mélanger leur contenu, dans la chambre micropylaire et certaines commencent à s'insinuer entre les parois cellulaires du tégument. En 521, elles ont envahi totalement la chambre micropylaire dont on ne reconnaît plus les limites ; deux suçoirs ont poussé une masse principale de protoplasme en bordure du micropyle, deux autres dans les tissus latéraux ; de ces masses principales, partent de nombreuses ramifications qui s'insinuent entre les cellules du tégument ; certaines de ces ramifications vont longer directement l'appareil conducteur ; les noyaux sont assez volumineux : l'un d'eux, de forme allongée, atteint plus de 10μ dans sa plus grande largeur. En 522, les ramifications viennent en contact avec l'assise externe du tégument sans la perforer, d'autres longent l'appareil conducteur dont elles respectent les éléments, la plupart descendent le long du micropyle, mais d'autres aboutissent entre le tapis et le raphé. Les noyaux, très gros, atteignent un diamètre de plus de 20μ . En 523, est figuré un ovule subadulte : les branches du suçoir, en rapport avec les éléments conducteurs de sève, ont pris une grande importance ; l'une d'elles atteint presque la région du hile, cependant bien éloignée de l'albumen proprement dit.

3. — Embryon. — R. Souèges (137) a démontré que les lois qui président au développement de l'embryon présentent une parfaite analogie avec celles qui ont été établies au sujet du *Veronica arvensis* ; le mode de différenciation de l'hypophyse, l'origine, la forme et la constitution du suspenseur, en particulier, sont identiques.

CONCLUSIONS

Les différences constatées entre le *B. variabilis* et le *B. curviflora* décrit par Dop sont d'ordre secondaire et sont dues avant tout à la différence de forme des ovules. Chez le *B. variabilis*, l'ovule est plus étroit, plus étiré, son micropyle est plus allongé ; aussi, les noyaux ne s'écartent-ils pas considérablement de l'axe de l'ovule et les ramifications sont-elles très importantes le long du micropyle, en direction du hile. Chez le *B. curviflora*, elles se répandent par contre surtout dans la région du tégument bordant le tapis. A part ces différences, dans les deux espèces, le suçoir chalazien est peu développé, l'appareil micropylaire est très important et le tapis, persistant, assure un rôle de protection de la graine.

L'appareil haustorial chalazien joue probablement quelque temps un rôle physiologique ; cependant, le développement de cet organe est insignifiant comparé à celui de l'appareil haustorial micropylaire. Ce dernier assure la digestion du contenu cellulaire du tégument bordant le micropyle et le tapis, mais il se met aussi en relation étroite avec l'appareil conducteur dans la région du raphé et enfonce des suçoirs de plus en plus profonds au fur et à mesure que le hile s'éloigne de l'albumen par suite de la croissance continue du raphé. Par l'intermédiaire de cet appareil, l'albumen se trouve rapproché du point d'arrivée de la sève, s'il s'établit, ainsi que tout porte à le penser, un passage de substances, des éléments nourriciers aux extrémités des suçoirs.

L'albumen proprement dit ne semble pas exercer d'action digestive directe sur le tégument ; il reste entouré par le tapis persistant.

Les segmentations de l'albumen sont identiques à celles que l'on observe chez beaucoup de Labiatiflores. La première division est transversale et isole immédiatement la cellule mère de l'appareil haustorial chalazien ; la cellule micropylaire se divise transversalement selon toute probabilité, et la cellule inférieure fournit le système haustorial micropylaire, tandis que la cellule supérieure donne naissance à l'albumen proprement dit.

La taille longtemps réduite de l'embryon qui ne s'accroît fortement que dans l'albumen adulte, l'état pluricellulaire des deux suçoirs, la persistance du tapis dans la graine adulte constituent autant de caractères qui font de *Buddleia* un genre peu évolué.

III

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je me suis surtout proposé, en entreprenant ce travail, de déterminer l'origine et de préciser les fonctions des formations haustoriales, et, en même temps, d'apporter une nouvelle contribution à nos connaissances sur le développement de l'albumen et de l'embryon. En définitive, tous les phénomènes intéressant les processus de la séminogénèse ont dû être envisagés. Je grouperai sous quatre principaux chefs les résultats généraux de mes investigations :

- 1^o Formations haustoriales ;
- 2^o Tégument ovulaire et tapis ;
- 3^o Albumen proprement dit ;
- 4^o Embryon.

1^o Formations haustoriales. — Un haustorium se définit par deux caractères essentiels : l'agrandissement notable de la cellule et son rôle nutritif (Schnarf (102)-Souèges (129)). Le terme haustorium peut désigner une cellule, un ensemble de cellules ou une partie de cellule. Cela entraîne une certaine confusion dans la terminologie et j'ai utilisé, autant que possible, le terme *haustorium* pour une cellule, tandis que je réservais celui d'*appareil haustorial* à un ensemble de cellules. L'origine des formations haustoriales est très variable. Chez les Labiati-flores, elles proviennent toujours de l'albumen, sauf chez les *Utricularia* où elles sont d'abord créées par le sac embryonnaire et chez certaines Martyniacées où elles seraient fournies par les antipodes (Martini (80)). D'autre part, les formations haustoriales sont engendrées lors des toutes premières divisions du trophime ; dans la plupart des cas, elles figurent aussi bien du côté de la chalaze que du côté du micropyle. Les auteurs donnent généralement le nom de *cellule basale* à la cellule qui est appelée à jouer le rôle d'haustorium chalazien et celui d'*appareil basal* à la cellule

ou aux cellules fonctionnelles de cette région ; ces termes ont été évités au cours de cette étude par suite de la confusion qui devait en résulter avec le terme de *cellule basale*, généralement appliqué à la cellule inférieure du proembryon bicellulaire ; ceux de *cellule chalazienne* ou d'*appareil chalazien* ont été utilisés en remplacement.

Appareil haustorial chalazien. — Comme le fait remarquer Schnarf (102), la cellule chalazienne est plus ancienne que la cellule micropylaire ; elle est isolée, dans la généralité des cas, lors du premier cloisonnement de l'albumen. L'appareil chalazien a une durée de vie plus éphémère que celle de l'appareil micropylaire ; il n'est souvent fonctionnel que lors des premiers cloisonnements de l'albumen et, parfois, disparaît très tôt, sans jouer un rôle bien actif (*Galeopsis*, *Orobanche*, par exemple). Chez la plupart des Labiées, des Gesnéracées et chez les Orobanchacées, il est constitué d'une seule cellule qui subit, sans se cloisonner, une division nucléaire, mais, chez certaines Labiées, il existe des haustoriums qui peuvent rester uninucléés (*Ajuga*, *Origanum*). Chez les Gesnéracées, l'haustorium chalazien des *Ramondia*, du *Klugia reylanica* ne renferme qu'un seul noyau, mais les *Roettlera* renferment un nombre variable de noyaux (Glisic (45)). Plus de deux noyaux existent chez certaines Verbénacées, trois noyaux ont pu être occasionnellement identifiés dans un suçoir chalazien du *Glechoma hederacea* et ceux de l'*Ocimum Basilicum* et du *Plantago lanceolata* semblent posséder un pouvoir de fragmentation assez important. Chez les Labiées, on a rarement affaire à plusieurs cellules (*Ametystea*, *Scutellaria*), mais, chez certaines Verbénacées, les Buddléiacées, les Bignoniacées du type *Bignonia*, les Martyniacées, l'appareil haustorial est pluricellulaire. Chez les *Streptocarpus*, il ne se forme pas de suçoir chalazien.

Les haustoriums de cette région exercent rarement une action digestive sur les tissus environnants. Ils occupent le fond de la chambre chalazienne et sont fréquemment en rapport avec des cellules à parois un peu épaissies, le plus souvent cellulósiques, parfois lignifiées, dont le protoplasme, comme le noyau, ont perdu leur chromatophilie : ce sont les « tissus de nutrition chalazienne » de Martini (80). Van Tieghem (143) a donné le nom d'*hypostase* à des cellules d'aspect identique. Egalement en l'absence de ce tissu, l'appareil chalazien est, par sa position même, en relation étroite avec l'extrémité de l'appareil conducteur. Parfois, il envoie des diverticules dans le faisceau nourricier, comme on a pu le constater chez les *Lavandula* (Junell), les *Sideritis*, les *Pra-*

sium, les *Horminum* (Junell) et les *Ocimum* ; parfois, ces ramifications de l'haustorium n'intéressent pas l'appareil conducteur et pénètrent dans d'autres parties du tégument : chez les *Lallemantia*, une ramification principale suit la région du raphé entre l'albumen proprement dit et le faisceau nourricier ; chez le *Plantago lanceolata*, une branche latérale supérieure se différencie dans la région opposée au raphé et envoie des ramifications un peu dans tout le tégument dont il détruit et assimile les tissus abondants ; en un autre endroit, l'haustorium digère les tissus de l'ovule au point de se mettre en relation directe avec la cavité circonscrite par le péricarpe ; chez les *Catalpa*, de fines ramifications s'introduisent entre les cellules du « tissu de nutrition », permettant l'absorption des produits de la digestion des cellules périphériques.

Il n'est pas sans intérêt de constater l'étroite analogie qui existe entre les albumens du type Hélobiales et les albumens des Labiatiflores. Chez les Hélobiales, la première division isole, vers la chalaze, une cellule qui ne se cloisonne plus ; elle renferme, par la suite, plusieurs noyaux et n'intervient pas dans la construction de l'albumen. Cette *chambre nucléaire* a une existence de durée limitée et joue certainement un rôle important dans l'absorption et l'assimilation de substances destinées à la nutrition de l'albumen et de l'embryon. Elle est l'homologue de la cellule haustoriale rapidement binucléée, isolée lors du premier cloisonnement chez la grande majorité des Labiatiflores.

Appareil haustorial micropylaire. — La cellule mère de l'appareil haustorial micropylaire se différencie de bonne heure, mais postérieurement à celle de l'appareil chalazien ; elle est généralement fille ou petite-fille de la cellule micropylaire, issue du premier cloisonnement de l'albumen. C'est le cas de la plupart des Labiées, des Verbénacées, des Buddléiacées, des Lentibulariacées (Kausik (70)), des Gesnéracées (Glisic), des Orobanchacées (Glisic), des Plantaginacées (Schnarf).

Typiquement, l'appareil haustorial micropylaire comprend deux cellules ; c'est le cas, entre autres, des Orobanchacées, de certaines Gesnéracées (*Streptocarpus*, *Corytoloma*) et du *Pogostemon Patchouli* parfois (Junell) ; les cellules peuvent se diviser longitudinalement et l'appareil haustorial est alors constitué de quatre éléments juxtaposés (*Buddleia*, *Plantago*) ; elles peuvent également subir une segmentation transversale donnant deux étages bicellulaires (*Ramondia*) ; enfin, il peut se produire un grand nombre de cellules

(*Euphorbiaceae*, *Lantaneae*, certains *Scutellaria*, etc.). D'une façon générale, les éléments appartenant à un système haustorial pluricellulaire sont uninucléés.

A côté de cette tendance à la multiplication des cellules, existe une tendance à la simplification qui doit être considérée comme un caractère évolutif. Un exemple intéressant est fourni par une Gesnéracée, le *Roettlera* (Glisic), où la cloison qui sépare les deux cellules à l'origine se dissout peu à peu en donnant un haustorium unicellulaire binucléé ; une telle fusion cellulaire préside à la formation de presque tous les haustoriums des Labiées. Mais, dans cette famille, il ne se forme pas, en général, de séparation complète entre les deux cellules qui se réunissent rapidement par leur partie restée libre : aussi, l'haustorium des Labiées est-il typiquement unicellulaire et binucléé. Au cours de cette étude, quatre noyaux ont été observés chez les *Lamium*, les *Galeopsis*, les *Ocimum*, le *Perilla arguta* ; chez les *Phlomis*, le nombre varie de deux à quatre ; il existe plus de quatre noyaux chez les *Prasium*, les *Sideritis*, les *Marrubium*, le *Leonorus Cardiaca* et le *Ballota foetida*.

L'appareil haustorial micropylaire exerce fréquemment une action dissolvante intense sur les tissus tégumentaires environnants. Chez le *Plantago lanceolata*, des ramifications de l'haustorium contribuent à la disparition progressive du tégument situé autour du micropyle ; chez les *Catalpa*, des diverticules nombreux contribuent à la digestion du tégument et à la mise en rapport direct de l'appareil conducteur et de l'albumen ; chez les Labiées, l'exemple le plus remarquable est fourni par les *Lallemantia* qui se créent une très grande cavité en digérant tous les tissus ovulaires avoisinant le micropyle ; chez les *Perillinae*, les *Melissinae*, les *Thyminae*, les *Menthinae* et quelques *Salvia*, de très importants phénomènes digestifs prennent place dans la région du raphé, à partir de l'haustorium micropylaire. A propos du *Calamintha grandiflora* et du *Perilla arguta*, on a noté une intervention évidente du noyau dans la digestion des tissus. Il ne m'a pas été donné de constater chez les Labiées l'existence de ramifications en forme de tube, nées du suçoir micropylaire ; S. Junell en signale une, d'aspect remarquable, chez le *Salvia horminum*. Le fait qu'une chambre micropylaire importante préexiste à la construction de l'albumen (*Marrubieae*, *Lamiinae*, etc.) ne semble pas donner une importance beaucoup plus grande à l'appareil haustorial qui vient s'y loger. Un cas très intéressant étudié en détail par K. Schnarf (98) est constitué par la formation d'un *haustorium extra-ovulaire* chez les

Galeopsis, par rupture du tégument au niveau du micropyle : certaines espèces de *Veronica*, d'après Buscalioni (21) et Schmid (97) présentent de semblables formations. et Schnarf pensait, d'après certains dessins de Tulasne (141), qu'on en retrouverait chez des Labiées autres que les *Galeopsis* ; il n'en a rien été jusqu'à présent.

On constate de grandes similitudes entre ces diverses données et celles qui ont été fournies au sujet des Scrofulariacées, particulièrement par Schmid (97), Würdinger (158), Gscheidle (48), et Weiss (153). Les Scrofulariacées sont pourvues également d'haustoriums micropylaires et chalaziens ; on trouve, de plus, tous les termes de passage entre les haustoriums micropylaires à quatre cellules uninucléées des *Digitalis* et des *Verbascum*, très primitifs, et les haustoriums unicellulaires, plurinucléés, des *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* et *Tozzia*. Ces caractères, unis à ceux que l'on a constatés, par exemple, chez les *Veronica*, pour l'haustorium chalazien, confirment bien la position centrale que l'on attribue aux Scrofulariacées dans l'alliance des Labiatiflores ; dans les familles avoisinant les Scrofulariacées, tout type d'haustorium trouve sa correspondance avec celui d'un membre de cette grande famille.

Rôle des haustoriums. — Quel est le rôle joué par les formations haustoriales ? Certains auteurs le comparent à celui que remplissent certaines antipodes particulièrement développées. D'après Modilewski (83), si ces formations augmentent quantitativement l'adduction de la nourriture, elles ont de plus une fonction qualitative qui consiste dans une transformation chimique des substances qu'elles rendent assimilables pour l'albumen et le sac embryonnaire. Comme le rappelle Schnarf (98), si cette fonction n'est pas confirmée par l'expérience et la microchimie, beaucoup de circonstances la rendent plausible. Il a été constaté plus d'une fois que ces formations haustoriales prenaient part à la genèse de l'albumen proprement dit et disparaissaient dès que ce dernier était suffisamment développé. D'autre part, il est un fait assez probant selon Schnarf : quand l'albumen nucléaire différencie un « appareil basal », les antipodes prennent toujours une faible extension et sont plus ou moins désorganisées au moment de la formation de l'albumen. J'ai eu l'occasion de signaler, parmi les Labiées, des cas où l'haustorium chalazien ne se développe vraiment qu'après disparition des antipodes, alors que l'albumen proprement dit renferme déjà nombre de cellules. De mon côté, je ne pense pas que l'on puisse nier le rôle nutritif des formations haustoriales des Labiatiflores.

Ainsi que le rappelle Schnarf, il existe, chez les Labiées, un certain équilibre entre les deux suçoirs ; l'un est d'autant plus développé que l'autre est plus réduit : en particulier, l'haustorium micropylaire atteint son développement maximum quand l'haustorium chalazien est déjà dégénéré. Nous avons vu que l'haustorium chalazien apparaissait le premier ; il interviendrait donc pratiquement seul lors des premières divisions de l'albumen. Dans les ovules anatropes des Labiatiflores, quand l'haustorium chalazien reste placé au sommet de l'albumen, il est assez normal qu'un perfectionnement rapide se produise fréquemment par la suite : l'haustorium micropylaire, plus rapproché du hile, remplace l'autre suçoir plus éloigné et peut servir d'intermédiaire entre l'appareil conducteur et l'albumen. D'autre part, quand le tégument ovulaire s'accroît considérablement en hauteur, au-dessus du niveau de la chalaze, le suçoir chalazien n'intervient également que dans les toutes premières divisions de l'albumen ; ce dernier poursuit son développement au-dessus de la chalaze en digérant le tégument qui sert ainsi d'intermédiaire entre l'appareil conducteur et l'albumen : c'est le cas des *Lamiinae*, des *Marrubieae*, etc...

L'activité du suçoir chalazien semble être conditionnée par l'existence d'une assise épithéliale, d'un tapis actif tel que l'on en trouve chez les *Ajugeae*, les *Scutellarioideae* et les familles voisines des Labiées. En l'absence d'un tapis durable, l'activité de l'haustorium chalazien paraît généralement très réduite et peu persistante.

Comme l'haustorium micropylaire, mais plus rarement, le suçoir chalazien peut intervenir dans la digestion des tissus tégumentaires (*Plantago lanceolata*, *Catalpa*, *Lallemantia*, etc.). L'appareil haustorial micropylaire joue un rôle certain d'intermédiaire entre les cellules tégumentaires périphériques qui se vident de leur contenu et l'albumen proprement dit ; il peut amener également la destruction complète de ces cellules ; parfois, il envoie un suçoir qui se ramifie entre les cellules en les détruisant peu à peu (*Orobanche*, *Buddleia*, *Plantago lanceolata*) ; parfois, ce sont les noyaux de l'haustorium qui entrent en contact plus ou moins intime avec les régions en voie de destruction (*Lallemantia*, *Perilla*, *Melissinae*, etc.). D'autre part, quand le suçoir micropylaire se met en rapport, par l'envoi de ramifications (*Salvia horminum*, *Buddleia*, *Orobanche*) ou par une large destruction du tégument dans la région du raphé (*Plantago lanceolata*, *Lallemantia*, certains *Salvia*, *Melissinae*, *Menthinae*, *Thyminae*), avec les faisceaux nourriciers ou les tissus qui les avoi-

sinent, on peut admettre que l'alimentation de l'albumen et celle de l'embryon sont grandement favorisées.

L'haustorium micropylaire semble être le plus souvent nécessaire à l'allongement initial de l'oospore, comme l'haustorium chalazien est indispensable aux premières divisions de l'albumen proprement dit. Postérieurement, il devient, particulièrement chez les Labiées, l'unique voie de ravitaillement entre le corps de la plante d'un côté, l'albumen et l'embryon de l'autre côté.

Il n'est pas sans intérêt de rappeler que la fragmentation est le mode habituel de multiplication des noyaux dans les suçoirs micropylaires. Avec R. Souèges, qui a envisagé la question à propos des antipodes des Clématidées (115), on peut conclure que les fragmentations, au sein des haustoriums, correspondent à la nécessité, pour les noyaux, d'augmenter leur surface de contact avec le protoplasme. Une accélération des phénomènes de sécrétion et d'assimilation est favorisée par les rapports plus rapides et plus étendus qui existent ainsi entre les noyaux et le protoplasme.

En outre, la plupart des auteurs ont attaché une grande importance au volume des noyaux. Ch. Bernard (12) écrit que l'hypertrophie du noyau est déterminée « par l'exagération de son activité, en l'espèce, digestive ». Dop (34) insiste sur l'intérêt que présentent les cellules géantes uninucléées de l'appareil haustorial micropylaire des *Buddleia* : d'après lui, la taille du noyau serait proportionnée à celle de la cellule et serait due à une hypertrophie par croissance et augmentation de volume, sans quitter l'état quiescent (Tischler (139), Nemec (84)). Il est certain qu'interviennent à la fois les deux facteurs : la taille de la cellule et son rôle digestif ; dans le cas de l'*Origanum vulgare*, par exemple, le volume du noyau de l'haustorium chalazien est bien plus important que ne semble le nécessiter le rapport nucléo-plasmatique.

À côté de ces haustoriums constitués par des cellules géantes à noyaux hypertrophiés, il existe également des cellules à emplacement et, apparemment, rôle identique, dont les noyaux sont, de très peu, plus volumineux que ceux de l'albumen proprement dit ; on en rencontre chez les *Streptocarpus*, les *Ramondia*, les *Verbena*, les *Amethystea*, etc. Leur protoplasme est chromatophile, leur activité n'est pas douteuse, leur emplacement et surtout leur origine sont identiques à ceux des suçoirs nettement définis. On peut leur appliquer le nom de formations haustoriales, bien que la condition de l'agrandissement notable de la cellule ne soit, en particulier, pas réalisée. Enfin, rappelons que les Bignoniacées du type *Bignonia*

et que les Martyniacées ne possèdent pas un haustorium micropylaire à proprement parler ; cependant, Martini (80) a retrouvé, chez les *Proboscidea*, des caractères de vieillissement dans les cellules d'albumen de l'élargissement micropylaire ; elles perdent, en particulier de façon précoce, la faculté de se multiplier ; j'ai attiré également l'attention sur le fait que la zone micropylaire des *Bignonia* n'est pas entourée par un tapis et que l'oospore la traverse rapidement pour s'introduire et se fixer dans la zone chalazienne de l'albumen. La zone micropylaire présente donc deux caractères des formations haustoriales, mais elle semble dépourvue d'action sur le tégument avoisinant.

2° Le tégument ovulaire et le tapis. — Chez les Labiatiflores, le tégument ovulaire présente d'une manière à peu près constante une assise interne nettement différenciée que j'ai désignée sous le nom de *tapis*, nom qui a été proposé pour la première fois par Goebel et utilisé depuis par Balicka-Iwanowska (6), Billings (13), Guérin (19), Schmid (97), Würdinger (158), Junell (67). Beaucoup d'autres termes sont employés pour désigner cette assise : *assise de revêtement* pour Hofmeister (60 et 61), *couche de revêtement* pour Warming (151), *endoderme* pour Hegelmaier (55), *endothèle* pour Schwere (107), *épithélium* ou *assise épithélioïde* pour Peltriset (87) et Goldflus (46) ; elle est également appelée *assise digestive*. Cette dernière dénomination correspond bien au rôle physiologique qu'on lui attribue le plus souvent ; elle a été adoptée par Guignard (51), par Souèges (114) à propos des Solanacées, par Lavielle (76) à propos des Composées.

Les cellules du tapis se caractérisent par leur disposition régulière, leur aspect méristématique qu'elles partagent parfois avec les assises adjacentes du tégument, mais qu'elles conservent beaucoup plus longtemps. Chez les Gesnéracées, les Orobanchacées et les *Buddleia*, les parois des cellules se lignifient et l'assise entière concourt à la protection de la graine adulte. Même dans les autres cas, le tapis résiste longtemps à l'activité digestive intense dont font preuve l'albumen proprement dit et les haustoriums ; chez certaines Labiées (*Salvia*, *Origanum*, *Mentha*, etc.), les cellules de l'assise épithéliale peuvent rester isolées dans un haustorium micropylaire en plein fonctionnement, toutes les cellules avoisinantes ayant été digérées. Le tapis manque chez beaucoup de Labiées et particulièrement dans les genres où une vaste chambre micropylaire préexiste à la fécondation (*Marrubieae*, *Lamiinae*, *Prasioideae*) : autour de la chambre chalazienne étroite, on observe alors fréquemment plu-

sieurs séries de cellules disposées comme dans un méristème, mais qui perdent leur caractère dès les premiers cloisonnements de l'albumen ; elles ne résistent pas non plus à l'activité digestive de ce tissu.

Rappelons que le tapis est typiquement situé autour de la chambre chalazienne, que la chambre micropylaire est bordée de cellules qui ne sont pas disposées régulièrement, que le tapis manque également, dans la généralité des cas, autour de l'haustorium chalazien.

En quoi le tapis sert-il au développement de l'ovule ? Trois opinions ont été émises à ce sujet : 1. Hegelmaier lui accorde le rôle d'un simple tissu de revêtement protégeant l'albumen (55). 2. Selon d'autres auteurs, il exercerait une activité digestive à l'égard du tégument et une fonction nutritive vis-à-vis de l'albumen. 3. D'après la troisième manière de voir, il serait un tissu embryonnaire qui ne jouerait aucun rôle, tout au moins avant la fécondation ; par la suite, il interviendrait dans la croissance de l'albumen pour délimiter ses contours.

On doit, semble-t-il, rejeter l'opinion de la simple protection qui ne s'applique qu'à des tapis vieillis, aux parois cellulaires lignifiées. Comme le fait remarquer Balicka-Iwanowska (6), les cellules du tapis « manquent justement dans le voisinage des haustoriums qui ne possèdent pas de membranes cellulaires et auraient par conséquent besoin de protection ». Schnarf (102) ne pense pas que l'on puisse, chez les Labiées qu'il a étudiées, admettre que le tapis intervienne physiologiquement dans l'alimentation de l'albumen et de l'embryon. « Ainsi que le tissu qui l'environne, écrit-il, il montre longtemps un caractère méristématique et rend possible la croissance intercalaire, quand l'albumen grandit. » Comme Schnarf, Junell (68) se rallie, pour les Labiées, à la troisième manière de voir ; dans un seul cas, celui de l'*Hyptis pectinata*, il accorde un rôle physiologique au tapis ; il n'y aurait pas cependant, même dans ce cas, transport de nourriture du tapis à l'albumen, par suite de la cutinisation de la paroi interne des cellules épithéliales et les produits de la digestion seraient amenés à l'albumen par les haustoriums et surtout par l'haustorium micropylaire. La théorie de l'action digestive est soutenue par Balicka-Iwanowska : « Les tapètes possèdent probablement un ferment dans leur contenu mucilagineux et semblent exercer une action digestive, car elles persistent, tandis que les tissus avoisinants sont désagrégés. Elles entourent les parties en voie d'accroissement rapide, ayant par con-

séquent besoin d'une nutrition activée. » Pour Souèges (114 et 128) également, l'assise tégumentaire interne des Solanacées « digère toutes les assises tégumentaires placées en dehors, sauf l'assise externe et déverse directement dans le sac embryonnaire les substances plastiques assimilables, dont se servira l'embryon ». Lavialle (76) a également prouvé que, chez les Composées, le tapis exerce une action dissolvante sur les cellules du tégument. Palm (86), de son côté, admet la possibilité d'un transport direct de la nourriture à l'albumen et à l'embryon.

A mon avis, un tapis persistant intervient de façon indéniable pour conditionner la forme plus ou moins ovoïde de l'albumen et pour protéger ce dernier ; mais ce rôle est secondaire à côté de celui qu'il peut jouer au début de son fonctionnement : il est à peu près certain que les cellules d'un tapis bien différencié absorbent, d'un côté, les substances brutes provenant de la destruction des couches cellulaires moyennes du tégument et les transforment dans leur intérieur, sous l'action de ferments qu'elles sécrètent. Cela semble presque évident pour les familles voisines des Labiées ; chez les Labiées, le tapis, quand il existe, perd rapidement de son importance ; cependant, comment expliquer les particularités de disposition des parties que j'ai signalées, par exemple, au cours de mes descriptions chez l'*Amethystea coerulea*, chez le *Brunella vulgaris* et l'*Ocimum Basilicum*, sans admettre son intervention physiologique ? En conclusion, chez beaucoup de Labiées, on peut admettre avec Schnarf, que l'activité digestive du tapis n'est souvent pas démontrable ; de toute façon, elle serait, dans bien des cas, fort peu durable, puisque l'épithélium disparaît souvent avec rapidité et puisque ses éléments perdent rapidement leur caractère méristématique. Chez nombre de représentants de cette famille, il ne se différencie même pas de tapis (*Dracocephalum*, *Prasium*, un grand nombre de *Stachyoideae*). Les Labiées semblent donc évoluer, d'une façon générale, vers une disparition du tapis et, en tout cas, vers une diminution de son activité physiologique.

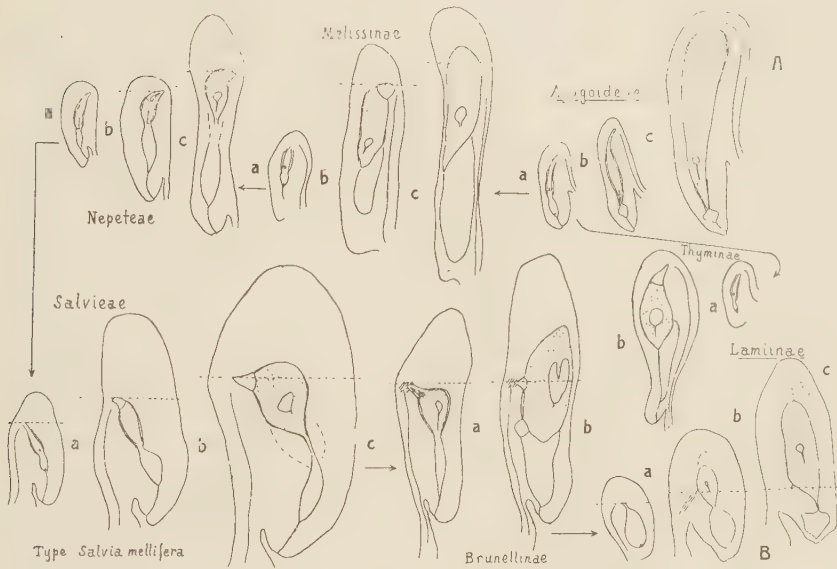
L'assise externe du tégument est la seule qui mérite d'être mentionnée chez les Labiatiflores, en dehors du tapis ; chez les Labiées, elle porte fréquemment des poils sécréteurs ; dans les familles voisines, elle subit souvent une lignification et intervient dans la protection de la graine adulte.

3° **L'albumen proprement dit.** — L'albumen est un tissu de réserve ; il utilise les substances amenées dans la région de la chalaze ou puisées dans le tégument et les met à la disposition de

l'embryon. Seule persiste au terme de la maturation de la graine, chez la plupart des Labiatiflores, l'assise épidermique appelée *assise protéique*.

Il existe deux formes types de développement de l'albumen chez les Labiatiflores, entre lesquelles s'observent tous les cas intermédiaires possibles.

TABEAU IV



Les divers modes de développement des ovules par rapport à la chalaze. — Le développement s'effectue complètement le long du raphé, entre le micropyle et la chalaze dans le type A ; à ce type appartiennent des tribus primitives (*Ajugoideae*) et évoluées (*Thyminae*). — Il s'effectue à peu près entièrement au-dessus du niveau de la chalaze dans le type B (*Lamiinae*). — Les quatre autres exemples sont intermédiaires entre les deux types ; les *Melissinae* et les *Nepeteae* sont très proches du type A, les *Salvia* du type *S. mellifera* et les *Brunellinae*, surtout, sont voisins du type B. Dans chacun des exemples, l'ovule le plus âgé a atteint son volume définitif ; le pointillé tracé au niveau de la chalaze permet de déterminer l'importance relative du lobe aux divers stades de la séminogénèse et de savoir quel sera l'accroissement final de l'albumen au-dessus de la chalaze, quand il aura digéré le lobe. Les grossissements sont les mêmes pour les diverses figures d'une même tribu.

Forme A. — L'albumen proprement dit est entouré d'un tapis. Il s'accroît entièrement entre les niveaux du hile et de la chalaze, c'est-à-dire que l'haustorium chalazien persiste à son sommet. L'embryon reste longtemps petit par rapport à l'albumen. C'est le cas des Verbénacées, des Orobanchacées, des Bignoniacées, des Martyniacées, des *Buddleia*, des *Ajugeae*, des *Scutellarioideae*. Dérivant de ce type, les *Thyminae* s'en distinguent par l'accroissement

beaucoup plus rapide de l'embryon, l'état fugace du tapis et l'importance prise par l'haustorium micropylaire ; à ces caractères s'ajoute, chez les *Melissinae*, la présence d'un lobe tégumentaire peu développé au-dessus du niveau de la chalaze.

Forme B. — Le tapis est généralement absent. Le tégument augmente de volume dans la région supérieure de l'ovule, formant un lobe important au-dessus du niveau de la chalaze. L'haustorium micropylaire est généralement volumineux, l'haustorium chalazien fugace. L'albumen s'accroît en digérant les tissus du tégument ; son extension en hauteur est suivie de celle de l'embryon qui digère l'albumen à son tour. Dans la forme B, l'haustorium chalazien se trouve situé presque à la base de l'albumen quand ce dernier a atteint sa pleine maturité (*Lamiinae*, *Marrubieae*). Appartenant à des formes intermédiaires, les *Nepeteae*, par exemple, se rapprochent beaucoup de la forme A, les *Brunellinae* et surtout certains *Salvia* de la forme B (tableau IV, p. 225).

Différenciation cellulaire dans l'albumen proprement dit. — Des cellules se différencient fréquemment pour jouer un rôle physiologique, soit de digestion du tégument et d'assimilation des produits de la digestion, soit de réception et d'assimilation des substances nutritives amenées par l'appareil conducteur.

a) L'albumen, en augmentant de volume, détruit les cellules du tégument qui l'environnent ; certains de ses éléments peuvent se différencier en vue de cette fonction : c'est le cas, par exemple, de certaines cellules de l'albumen des *Sideritis* et des *Lamium*. Remarquons cependant que les digestions de tissus tégumentaires par l'albumen s'effectuent fréquemment chez les Labiées sans qu'on puisse constater aucune différenciation cellulaire spéciale.

b) Certaines cellules de l'albumen proprement dit prennent, par leur plus grande taille et par les dimensions de leurs noyaux, les caractères d'un haustorium. Chez presque toutes les Labiati-flores, les cellules situées en bordure des haustoriums présentent de tels caractères, en particulier, quand il y a formation d'un étranglement du sac embryonnaire (*isthme* des auteurs étrangers). Mais, parfois, de véritables formations haustoriales apparaissent ; elles ont de commun avec les haustoriums qu'elles ne subsistent, en général, que pendant l'accroissement de l'albumen et dégénèrent pendant la digestion de ce dernier par l'embryon. C'est dans la région de la chalaze que des cellules géantes sont généralement différenciées pour suppléer, chez les Labiées, à la disparition rapide de

l'haustorium chalazien (*Ajugeae*, *Perillinae*, *Galeopsis*, etc.). Chez le *Brunella vulgaris*, de grosses cellules épidermiques de l'albumen viennent se mettre en contact avec la région du raphé, pour remplacer, semble-t-il, les deux haustoriums et le tapis disparus.

En somme, il est très difficile de se faire une idée exacte du rôle joué par chacune des parties constitutives de l'ovule, car l'activité de chacune d'elles ne semble pas toujours dirigée dans le même sens, chez les différentes espèces. D'autre part, on est frappé de la facilité avec laquelle une partie semble pouvoir se substituer à une autre, d'origine même assez différente. On en trouve un exemple remarquable dans la région chalazienne où le rôle absorbant et modificateur des substances amenées par l'appareil conducteur est parfois tenu successivement, à partir de la fécondation, par les antipodes, un haustorium d'origine endospermique, puis par d'autres cellules d'albumen différenciées dans la même région. Chez les Labiées en particulier, on est étonné de constater la diversité des modes d'adaptation de ce complexe constructif qui conduit à des albumens parfois de forme et de dimensions très différentes.

4^o **L'embryon.** — Mes recherches m'ont permis de suivre assez exactement la marche des segmentations dans l'embryon, de manière à bien établir les lois selon lesquelles il se développe chez les Labiatiflores. Une quarantaine d'espèces ont été examinées à ce point de vue, qui n'avaient pas été étudiées jusqu'ici.

Dans la presque totalité des cas, l'embryon se conforme aux règles générales qui caractérisent le type fondamental du *Capsella Bursa-pastoris*. Seules, chez les Labiées, les *Galeopsis* se développent selon les lois observées chez les Composées.

Rappelons brièvement les caractères généraux qui définissent le type fondamental des Crucifères. La cellule apicale du proembryon bicellulaire donne l'embryon proprement dit, tandis que la cellule basale donne un suspenseur *sensu lato*. Une cellule hypophysaire, qui s'individualise par une cloison généralement transversale s'appuyant sur les parois inférieures du dermatogène, et qui tire son origine de la cellule supérieure du suspenseur, donne naissance aux initiales de l'écorce de la racine et à la partie centrale de la coiffe. Enfin, le globule embryonnaire se divise en huit octants régulièrement disposés en deux étages de quatre, les quatre octants supérieurs engendrant la partie cotylée et les quatre octants inférieurs la partie hypocotylée. Les histogènes se séparent par des cloisons tangentielles, le dermatogène d'abord, puis le périblème et le plérôme.

A ces caractères généraux s'ajoutent, chez les Labiatiflores, les caractères secondaires suivants : le suspenseur est filamenteux, fortement étiré ; l'hypophyse tire son origine d'une cellule fille ou petite-fille de la cellule intermédiaire de la tétrade ; certaines divisions, dans la partie cotylée et dans la région hypophysaire principalement, sont souvent irrégulières ; on constate des retards plus ou moins marqués dans les différenciations intérieures, dans celles des histogènes et des initiales.

Tous ces caractères généraux et secondaires sont communs à la presque majorité des Labiatiflores. Il est donc intéressant de remarquer que l'alliance entière peut être ainsi nettement définie par les caractères embryogéniques, d'autant plus que les alliances voisines (Polémoniales, Solanales, Campanales) offrent des caractères embryogéniques, se rattachant à des types embryonomiques tout à fait différents. Ainsi, les Labiatiflores, dans la série des Gamopétales, se trouvent bien délimités ; les types embryonomiques qui leur sont proches ne se retrouvent que chez les Diallypétales, chez les Pariétales (Crucifères, Capparidacées, Résédacées) et chez les Myrtales (Énothéracées, Lythracées, Hippuridacées, Bégoniacées).

Il reste maintenant à savoir jusqu'à quel point les caractères aberrants rencontrés chez les *Lamium* et les *Galeopsis* et qui attesteraient une certaine hétérogénéité du groupe, des origines phylétiques différentes des nombreuses espèces composantes, peuvent se retrouver chez d'autres représentants de l'ordre, tel qu'il est compris à l'heure actuelle.

IV

RÉSUMÉ

1° Cette étude porte sur un nombre important de Labiées et sur quelques espèces appartenant aux Verbénacées, aux Orobanchacées, aux Gesnéracées, aux Bignoniacées, aux Plantaginacées et aux Loganiacées ; elle permet de se faire une idée d'ensemble satisfaisante de l'embryologie des Labiatiflores.

2° Elle détermine, pour chacun des genres, les rapports qui existent entre le tégument, l'albumen et l'embryon ; les études antérieures ne portaient, en général, que sur un point isolé de l'embryologie ovulaire et laissaient malheureusement de côté tout ce qui concernait l'embryon.

3° Selon le mode d'accroissement du tégument et de l'albumen par rapport à la chalaze, on distingue deux types ovulaires, A et B, chez les Labiatiflores ; tous les cas observés peuvent se ramener à l'un ou l'autre de ces types.

4° La présence de formations haustoriales est la règle chez les Labiatiflores ; le plus souvent, chaque espèce comprend à la fois un suçoir micropylaire et un suçoir chalazien, issus des tout premiers cloisonnements de l'albumen. Je me suis appliqué dans tous les cas à bien établir la genèse de ces formations.

5° Les haustoriums sont fréquemment en relation avec des formations à caractère haustorial, différenciées par l'albumen proprement dit ; ces formations sont surtout développées dans la région chalazienne où elles sont généralement appelées à remplacer le suçoir précocement disparu.

6° Il est difficile de nier l'importance du rôle physiologique des haustoriums et des formations à caractère haustorial dans la nutrition de l'albumen et de l'embryon.

7° Le tapis est important dans les familles voisines des Labiées. Il peut intervenir dans les phénomènes de destruction du tégument et dans l'alimentation de l'albumen ; il manque fréquemment chez les Labiées et, quand il existe, joue, sauf exceptions, un rôle effacé et fugace.

8° Dans toutes les familles étudiées ici, le développement de l'embryon appartient au type *Capsella*, ce qui confirme la grande homogénéité de l'alliance des Labiatiflores, et la sépare nettement des autres alliances des Gamopétales. Chez les Labiées, les *Galeopsis* appartiennent cependant au type Composées, comme les *Lamium*.

Dans tous les exemples, je me suis astreint à bien déterminer ou contrôler la marche de la segmentation, dès les premiers stades, de manière à ne laisser subsister aucun doute sur les véritables lois de l'embryogenèse.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANDERSON (F.). — The development of the flower and embryogeny of *Martynia louisiana* (Bull. Torr. Bot. Club, 1922, 49, p. 141).
2. BAILLON (H.). — Dictionnaire de Botanique. Hachette, édit., Paris, 1891.
3. BAILLON (H.). — Histoire des plantes. IX. Hachette, édit., Paris, 1888.
4. BAILLON (H.). — Histoire des plantes. X. Hachette, édit., Paris, 1891.
5. BAILLON (H.). — Histoire des plantes. XI. Hachette, édit., Paris, 1892.
6. BALICKA-IWANOWSKA (G.). — Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales (Flora, 1899, 86, p. 47).
7. BECK-MANNAGETTA (G.). — Monographie der Gattung *Orobanche*. Bibl. botan. Cassel, XIX, 1890.
8. BECK-MANNAGETTA (G.). — *Orobanchaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 4. Teil, 3. Abt. b., p. 123, 1895.
9. BENTHAM (G.). — Labiatarum genera et species. Londres, 1832-1836.
10. BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.). — Genera plantarum. Reeve et Co, Londres, 1862-1883.
11. BERG (O.). — Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen (Diss. Erlangen, 1898).
12. BERNARD (C.). — Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites (Journ. de Bot., 1903, 17, pp. 23, 62, 117 et 168).
13. BILLINGS (F. H.). — The nutrition of the embryo sac and embryo in certain *Labiatae* (Kansas Univ. Sci. Bull., 1909, 5, p. 67).
14. BOCQUILLON (H.). — Observations sur les genres *Oxera*. Labill. et *Ame-thystea* Linn. *Adansonia*, 2, 1861-1862.
15. BOCQUILLON (H.). — Revue du groupe des Verbénacées. *Adansonia*, 3, 1862-1863.
16. BOESHORE (I.). — The morphological continuity of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* (Contrib. Bot. Laborat. Univ. Pennsylvania, 1920, 5, n° 2, p. 139).
17. BONNIER (G.). — Les nectaires (Etude critique, anatomique et physiologique) (Ann. Sc. nat. Bot., 1879, 6^e série, 8, p. 5).
18. BONNIER et LECLERC DU SABLON. — Cours de Botanique. Lib. gén. de l'enseignement, Paris, 1905-1932.
19. BRIQUET (J.). — *Verbenaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897, 4. Teil, 3. Abt. a, p. 132.
20. BRIQUET (J.). — *Labiatae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897, 4. Teil, 3. Abt. a, p. 183.

21. BUSCALIONI (L.). — Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della *Veronica hederacfolia* L. (Mem. R. Acc. Sc. Torino, 1893, 2^e série, 43, p. 3).
22. BUSCALIONI (L.). — Contribuzione allo studio della membrana cellulare. Parte IV. *Plantago lanceolata* Linn. (Malpighia, 1894, 8, p. 3).
23. BUSHNELL (E. P.). — Development of the macrogametophyte in certain *Labiatae* (Bot. Gaz., 1936, 98, p. 190).
24. CANDOLLE (A. DE). — Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France. Desnay, Paris, 1815.
25. CARLSON (E. M.) et STUART (B. C.). — Development of spores and gametophytes in certain New World species of *Salvia* (New Phyt., 1936, 35, p. 68).
26. CASPARY (S.). — Ueber Samen, Keimung, Specien und Nährpflanzen der Orobanchen (Flora, 1854, 37, pp. 577 et 593).
27. CHATIN (J.). — Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrofularinées, les Solanacées, les Borraginées et les Labiées (Ann. Sc. nat. Bot., 1874, 5^e série, 19, p. 5).
28. COOK (M. Th.). — The embryology of *Rhytidophyllum* (Bull. Torr. bot. Club., 1907, 34, p. 179).
29. COPPER (A. C.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samen und Früchte officineller Pflanzen. Inaug. Diss., Utrecht, 1909.
30. COSTE (H.). — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paul Klincksick, édit., Paris, 1903.
31. COULTER (J. M.) and CHAMBERLAIN (C. J.). — Morphology of Angiosperms. D. Appleton, édit., New-York, 1912.
32. CRÉTÉ (P.). — La polyembryonie chez le *Lobelia syphilitica* L. (Bull. Soc. bot. Fr., 1938, 85, p. 580).
33. DAHLGREN (K. V. O.). — Notes on the ab initio-cellular endosperm (Bot. Not., 1923, p. 1).
34. DOP (P.). — Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia* (Bull. Soc. bot. Fr., 1913, 60, pp. 9, 45 et 92).
35. DUFFAS (F.). — Sur l'évolution du sac embryonnaire de *Clerodendron Aritchotomum* (Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 1930, 59, p. 177).
36. DUGGAR (B. M.). — On the development of the pollen grain and the embryo in *Bignonia venusta* (Bull. Torr. bot. Club, 1899, 26, p. 89).
37. EICHLER (A. W.). — Blüthendiagramme, Leipzig, 1875.
38. ENDLICHER (S.). — Genera plantarum secundum ordines naturales disposita, Wien, 1836-1840, I, p. 717.
39. FLAHAULT (C.). — Nouvelle flore des Alpes et des Pyrénées. Léon Lhomme, édit., Paris, 1912.
40. FRITSCH (K.). — *Gesneriaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1893, 4. Teil, 3. Abt. a, p. 133.
41. GLISIC (Lj. M.). — Development of the female X-generation and embryo in *Ramondia* (Diss. Philos. Fak. Beograd, 1924).
42. GLISIC (Lj. M.). — Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* Friv. (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Belgrade, 1928, I, p. 1).
43. GLISIC (Lj. M.). — Ueber die Endosperm- und Haustorienbildung bei *Orobanche Hederae* Duby. und *Orobanche gracilis* Sm. (Zugleich ein

- Beitrag zur Phylogenie der *Orobanchaceae* (Bulletin Inst. Jard. bot. Univ. Belgrade, 1929, I, p. 106).
44. GLISIC (Lj. M.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Lathraea Squamaria* L. (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, 1931-1932, 2, p. 20).
 45. GLISIC (Lj. M.). — Zur Kenntnis der Samenentwicklung der Gesneriaceen. Ueber die Endosperm- und Haustorienbildung von *Roettlera* (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, 1934, 3, p. 94).
 46. GOLDFLUS (M.). — Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées (Journ. de Bot., 1898, 12, p. 374; 1899, 13, p. 9).
 47. GORCZINSKI (T.). — *Badania histo-cytologiczne nad kwiatami kleistogamicznymi u Lamium amplexicaule, Oxalis Acetosella i Viola odorata* (Acta Soc. bot. Polon., 1929, 6, p. 248).
 48. GSCHIEDLE (A.). — Ueber Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systematische Wertung (Flora, 1924, 117, p. 144).
 49. GUÉRIN (P.). — Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées (Journ. de Bot., 1904, 18, pp. 33, 37 et 83).
 50. GUIGNARD (L.). — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes (Ann. Sc. nat. Bot., 1882, 6^e série, 13, p. 136).
 51. GUIGNARD (L.). — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (Journ. de Bot., 1893, 7, p. 1).
 52. HALLIER (H.). — Ueber die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei den *Scrophulariaceae* (Bull. Herb. Boiss., 1903, 3^e série, 3, p. 181).
 53. HARMS (H.) et REICHE (C.). — *Plantaginaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895, 4. Teil, 3. b, p. 363.
 54. HAUSS (H.). — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Flugeinrichtungen bei höheren Samen (Bot. Archiv, 1927, 20, p. 74).
 55. HEGELMAIER (F.). — Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung (Bot. Zeit., 1889, 47, pp. 805, 821 et 837).
 56. HEGI (G.). — Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Munich, 5, 4^e partie.
 57. HEINRICHER (E.). — Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *Lathraea Squamaria* L.) (Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 1896, 7, 2. Heft, p. 315).
 58. HIELSCHER (T.). — Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus* (Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 1879, 3, p. 1).
 59. HIMMELBAUR (W.), HINDES (W.). — Die Fortpflanzungsverhältnisse der « Pfefferminze » und ihrer mutmasslichen Stammeltern. Eine entwicklungsgeschichtliche Studie (Heil- und Gewurz-Pflanzen, 1928, 11, p. 1).
 60. HOFMEISTER (W.). — Die Entstehung der Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.
 61. HOFMEISTER (W.). — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1858, I, p. 82).
 62. HOFMEISTER (W.). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm (Abhandl. kön. Sächs. Gesells. Wiss. Leipzig, 1859, 6, p. 535).

63. HUBERT (E. D'). — Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses (Ann. Sc. nat. Bot., 1896, 8^e série, 2, p. 37).
64. HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants. I. Dicotyledons. Mac Millan Co, édit., Londres, 1926.
65. JACOBSSON-STIASNY (E.). — Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen (Sitzb. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1914, 123, Abt. I, p. 467).
66. JÖNSSON (B.). — Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna (Lunds. Univ. Arsskr., 1879, 16).
67. JUNELL (S.). — Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. Symb. Bot. Ups., 1934, 4.
68. JUNELL (S.). — Die Samenentwicklung bei einigen Labiaten (Svensk bot. Tidskr., 1937, 31, p. 69).
69. KANDA (M.). — Field and laboratory studies of *Verbena* (Bot. Gazet., 1920, 69, p. 54).
70. KAUSIK (S. B.). — Pollen development and seed formation in *Utricularia coerulea* (Beih. z. bot. Centralbl., 1938, 58 A, p. 365).
71. KOCH (L.). — Ueber die Entwicklung der Samen der Orobanchen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1878, 11, p. 218).
72. KOCH (L.). — Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg, 1887.
73. LAMARCK (DE) et CANDOLLE (DE). — Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France. Agasse, édit., Paris, 1805.
74. LAPEYROUSE (P. DE). — Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraires des botanistes dans ces montagnes. Bellegarrigue, édit., Toulouse, 1818.
75. LAURENT (V.). — [Zur Entwicklungsgeschichte von *Corytoloma cyclophyllum* Dus. n. sp. ined. (Svensk bot. Tidskr., 1923, 17, p. 165).
76. LAVIALLE (P.). — Sur le rôle digestif de l'épiderme interne du tégument ovulaire des Composées (Bull. Soc. bot. Fr., 1922, 69, p. 75).
77. LE MAOUT (E.) et DECAISNE (J.). — Traité général de Botanique descriptive et analytique. Paris, 1868.
78. LIETZ (J.). — Beiträge zur Zytologie der Gattung *Mentha* (Heil- und Gewurz-Pflanzen, 1929, 12, pp. 73 et 113).
79. LIETZ (J.). — Beiträge zur Zytologie der Gattung *Mentha* (Diss. Berlin, 1930).
80. MARTINI (E.). — Ricerche embriologiche sulle *Martyniaceae* (Nuovo Giornale bot. italiano, 1939, 46, n° 2, p. 197).
81. MATTEI (G. E.). — Posizione naturale delle Plantaginee (Malpighia, 1909, 23, p. 369).
82. MAURITZON (J.). — Etwas über die Embryologie der Bignoniaceen (Bot. Not., 1935, p. 60).
83. MODILEWSKI (J.). — Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren (Flora, 1908, 98, p. 423).
84. NÉMEC (B.). — Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin, 1910.

85. OEHLKERS (Fr.). — Entwicklungsgeschichte von *Monophyllaea Horsfieldii* (Beih. z. bot. Zentrbl., 1923, 39, Abt. 1, p. 128).
86. PALM (B.). — Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm, 1915.
87. PELTRISOT (E. N.). — Sur le développement et la structure de la graine des Ericacées. Thèse Fac. Sc. Paris, 1904.
88. PERSIDSKY (D.). — Zur Embryologie der *Orobanche cumana* Wallr. und der *Orobanche ramosa* L. (Bull. Jard. bot. Kieff, 1926, 4, p. 6).
89. RÖSSLER (W.). — Pollenschläuche und Embryosack-Haustorien von *Plantago major* (Ber. deutsch. bot. Ges., 1917, 35, p. 460).
90. RUPERT (J.). — Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues des Gynoceums bei *Lamium* und *Rosmarinus* (Sitzb. Lotos Prag., N. F., 1902, 22, p. 101).
91. RUTTLE (M. L.). — Cytological and embryological studies on the genus *Mentha* (Gartenbauwiss., 1931, 4, p. 428).
92. RUTTLE (M. L.). — Chromosome number, embryology and inheritance in the genus *Lycopus* (Gartenbauwiss., 1932, 7, p. 154).
93. SAMUELSSON (G.). — Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Bicornes*-Typen (Svensk. bot. Tidskr., 1913, 7, p. 97).
94. SCHACHT (H.). — Die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryos. Amsterdam, 1850.
95. SCHIMPER (A. F. W.). — Phanerogamen. Bonner Lehrb. d. Botanik. 1894.
96. SCHLEIDEN (M. J.). — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Aufl., Leipzig, 1846, pp. 364, 370 et 385.
97. SCHMID (E.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* (Beih. z. bot. Centrbl., 1906, 20, 1. Abt., p. 175).
98. SCHNARF (K.). — Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten (Denkschr. Akad. Wiss. Wien., math.-nat. Kl., 1917, 94, p. 211).
99. SCHNARF (K.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* (Sitzb. k. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., 1917, 126, 1. Abt., p. 927).
100. SCHNARF (K.). — Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica* (R. Brown) Gardn. (Oesterr. bot. Zeitschr., 1921, 70, p. 255).
101. SCHNARF (K.). — Kleine Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Ueber zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*) (Oesterr. bot. Zeitschr., 1925, 74, p. 40).
102. SCHNARF (K.). — Die Embryologie der Angiospermen (Linsb. Handb. d. Pflanzenanatomie. Borntraeger, édit., Berlin, 1929, 2, 2. Teil, Vol. X/2).
103. SCHNARF (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Borntraeger, édit., Berlin, 1931.
104. SCHUMANN (K.). — *Bignoniaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894, 4. Teil, 3. Abt. b., p. 189.
105. SCHÜRHOFF (P. N.). — Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, 1926.
106. SCHÜRHOFF (P. N.). — Zytologische Untersuchungen über *Mentha* (Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 1927, 15, p. 129).
107. SCHWERE (S.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Webb. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen (Flora, 1896, 82, p. 32).

108. SHARP (L. W.). — The embryo sac of *Physostegia* (Bot. Gazet., 1911, 52, p. 218).
109. SHADOWSKY (A.). — Embryological researches on *Plantago major* L. f. *phyllostachya* Wallr. (Bull. soc. Nat. Moscou, sect. biol., nouv. sér., 1924, 33, p. 234).
110. SOLEREDER (H.). — Systematische Anatomie der Dicotyledonen. F. Enke, Stuttgart, 1898-1899.
111. SOLEREDER (H.). — *Loganiaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895, 4. Teil, 2. Abt., p. 19.
112. SOLMS-LAUBACH (H. Graf zu). — Ueber den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1868, 6, p. 509).
113. SOLTWEDEL (F.). — Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen (Jenaische Zeitschr., 1882, 15, p. 341).
114. SOUÈGES (R.). — Développement et structure du tégument séminal chez les Solanacées (Thèse Doct. ès Sc. Paris, 1907 ; et Ann. Sc. nat. Bot., 1907, 9^e série, 6, p. 1).
115. SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryologie des Renonculacées-Clématidées. II. Les parties de la graine et du fruit autres que l'embryon (Bull. Soc. bot. Fr., 1910, 57, p. 509).
116. SOUÈGES (R.). — Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères (Ann. Sc. nat. Bot., 1914, 9^e série, 19, p. 311).
117. SOUÈGES (R.). — Les premières divisions de l'œuf et les différenciations du suspenseur chez le *Capsella Bursa-pastoris* Moench (Ann. Sc. nat. Bot., 1919, 10^e série, I, p. 1).
118. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Composées. Les premiers stades du développement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. (C. R. Acad. Sc., 1920, 171, p. 254).
119. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Composées. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. (C. R. Acad. Sc., 1920, 171, p. 356).
120. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. (C. R. Acad. Sc., 1920, 171, p. 1009).
121. SOUÈGES (R.). — Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. (Bull. Soc. bot. Fr., 1921, 68, pp. 172 et 280).
122. SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryogénie des Labiées (Bull. Soc. bot. Fr., 1921, 68, p. 441).
123. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Scrofulariacées. Développement de l'embryon chez le *Veronica arvensis* L. (C. R. Acad. Sc., 1921, 172, p. 703).
124. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Labiées. Développement de l'embryon chez le *Mentha viridis* L. (C. R. Acad. Sc., 1921, 172, p. 1057).
125. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Labiées. Développement de l'embryon chez le *Glechoma hederacea* L. et le *Lamium purpureum* L. (C. R. Acad. Sc., 1921, 173, p. 48).
126. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Plantagacées. Développement de l'embryon chez le *Plantago lanceolata* L. (C. R. Acad. Sc., 1923, 177, p. 964).

127. SOUÈGES (R.). — Polyembryonie chez le *Plantago lanceolata* L. (Bull. Soc. bot. Fr., 1926, 73, p. 955).
128. SOUÈGES (R.). — Embryologie végétale. Résumé historique. 2^e époque : de Hanstein (1870) à nos jours. Herman, édit., Paris, 1934.
129. SOUÈGES (R.). — Embryologie végétale : la physiologie embryonnaire (Rev. gén. Sc. pures et appliquées, 1934, 41, p. 141).
130. SOUÈGES (R.). — Titres et travaux scientifiques. A. Brulliard, édit., Saint-Dizier, 1934.
131. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Verbénacées. Développement de l'embryon chez le *Verbena officinalis* L. (C. R. Acad. Sc., 1935, 201, p. 234).
132. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Verbénacées. Les premiers termes du développement de l'albumen chez le *Verbena officinalis* L. (C. R. Acad. Sc., 1935, 201, p. 529).
133. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Campanula patula* L. (C. R. Acad. Sc., 1936, 202, p. 2009).
134. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et classification. Premier fascicule : l'Espèce et les classifications actuelles. Herman, édit., Paris, 1938.
135. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et classification. Deuxième fascicule : Essai d'un système embryogénique (partie générale). Herman, édit., Paris, 1939.
136. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Bignoniacées. Développement de l'embryon chez le *Catalpa Kaempferi* Sieb. et Zucc. (C. R. Acad. Sc., 1940, 210, p. 116).
137. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Loganiacées. Développement de l'embryon chez le *Buddleia variabilis* Hemsley (C. R. Acad. Sc., 1940, 210, p. 139).
138. STRASBURGER (E.). — Die Angiospermen und die Gymnospermen. Iéna, 1879.
139. TISCHLER (G.). — Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden (Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, 42, p. 545).
140. TREUB (M.). — Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 1. *Peristylus grandis*. 2. *Avicennia officinalis* (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 1883, 3, p. 77).
141. TULASNE (L. R.). — Nouvelles études d'embryogénie végétale (Ann. Sc. nat. Bot., 1855, 4^e série, 4, p. 65).
142. VAN DER WAL (Ij.). — Bijdrage tot de kennis van de zaadhuid, door bestudeering der ontwikkeling, met toepassing van microchemische methoden. Diss. Groningen, 1921.
143. VAN TIEGHEM (P.). — L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables (Bull. Mus. Hist. nat., 1901, 7, p. 412).
144. VAN TIEGHEM (P.). — Avicennées et Symphorémacées. Place de ces deux nouvelles familles dans la classification (J. de Bot., 1898, 12, p. 345).
145. VAN TIEGHEM (P.). — Structure du pistil et du fruit des Labiées, des Boragacées et des familles voisines (Ann. Sc. nat. Bot., 1907, 9^e série, 5, p. 321).
146. VAN TIEGHEM et COSTANTIN. — Eléments de botanique. Paris, 1918.
147. VESQUE (J.). — Développement du sac embryonnaire des Végétaux phané

- rogames-angiospermes (Ann. Sc. nat. Bot., 1878, 6^e série, 6, p. 237).
148. VESQUE (J.). — Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames-Angiospermes (Ann. Sc. nat. Bot. 1879, 6^e série, 8, p. 261).
149. VESQUE (J.). — Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen (Bot. Zeit., 1879, 37, p. 505).
150. WAGNER (S.). — Contribution à l'étude anatomique du fruit des Labiées (Thèse Doct. Univ., Pharmacie, Paris, 1914).
151. WARMING (E.). — De l'ovule (Ann. Sc. nat. Bot., 1878, 6^e série, 5, p. 177).
152. WEBER (D.). — Beiträge zur Anatomie einiger pharmakog. Samen und Früchte. Budapest, 1907.
153. WEISS (G.). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung *Veronica* (Flora, 1932, 126, p. 418).
154. WETTSTEIN (R. von). — *Scrophulariaceae*. Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897, 4. Teil, 3. Abt. b, p. 39.
155. WETTSTEIN (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik, 4^e édition, 2 vol., F. Deuticke, édit., Leipzig et Vienne, 1933.
156. WOLF (P.). — Zytologische Untersuchungen über verschiedene Formen der *Mentha piperita* (Beitr. Biol. Pflanz., 1929, 17, p. 351).
157. WORSDELL (W. C.). — On the development of the ovule of *Christisonia*, a genus of the *Orobanchaceae* (Journ. of Linn. Soc. London, Botany, 1897, 31, p. 576).
158. WÜRDINGER (M.). — Bau und Entwicklung des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana* (Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1910, 85).
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS.....	3
Tableau des abréviations utilisées pour les figures.....	5
I. — INTRODUCTION.....	7
Liste des familles et des espèces étudiées.....	13
II. — PARTIE DESCRIPTIVE.....	15
1. Labiées	15
a) Tribu des <i>Ajugoideae</i>	15
Genre <i>Ajuga</i>	16
— <i>Teucrium</i>	24
— <i>Amethystea</i>	28
Conclusions générales sur les <i>Ajugoideae</i>	34
b) Tribu des <i>Prasioideae</i>	35
Genre <i>Prasium</i>	35
Conclusions	38
c) Tribu des <i>Scutellarioideae</i>	39
Genre <i>Scutellaria</i>	40
Conclusions	44
d) Tribu des <i>Stachyioideae</i>	45
Genre <i>Marrubium</i>	49
— <i>Sideritis</i>	55
Conclusions générales sur les <i>Marrubieae</i>	61
Genre <i>Glechoma</i>	62
— <i>Nepeta</i>	66
— <i>Dracocephalum</i>	71
— <i>Lophanthus</i>	76
— <i>Lallemantia</i>	81
Conclusions générales sur les <i>Nepeteae</i>	87
Genre <i>Brunella</i>	88
Conclusions générales sur les <i>Brunellinae</i>	93
Genre <i>Melittis</i>	93
Conclusions générales sur les <i>Melittinae</i>	98
Genre <i>Phlomis</i>	99
— <i>Galeopsis</i>	103
— <i>Lamium</i>	111
— <i>Leonorus</i>	116
— <i>Ballota</i>	120
Conclusions générales sur les <i>Lamiinae</i>	124
Genre <i>Salvia</i>	126
Conclusions générales sur les <i>Salvicae</i>	131

Genre <i>Ziziphora</i>	133
— <i>Melissa</i>	136
— <i>Calamintha</i>	140
Conclusions générales sur les <i>Melissinae</i>	143
Genre <i>Thymus</i>	143
— <i>Origanum</i>	148
Conclusions générales sur les <i>Thyminae</i>	151
Genre <i>Mentha</i>	152
Conclusions sur les <i>Menthinae</i>	155
Genre <i>Perilla</i>	156
Conclusions générales sur les <i>Perillinae</i>	161
Conclusions générales sur la tribu des <i>Stachyoideae</i>	161
e) Tribu des <i>Ocimoideae</i>	163
Genre <i>Ocimum</i>	163
Conclusions générales sur les <i>Ocimoideae</i>	167
2. Verbénacées	169
Genre <i>Verbena</i>	170
— <i>Lantana</i>	174
Conclusions générales sur les Verbénacées.....	176
3. Orobanchacées	178
Genre <i>Orobanche</i>	179
Conclusions.....	185
4. Gesnéracées	186
Genre <i>Streptocarpus</i>	187
— <i>Ramondia</i>	192
Conclusions générales sur les Gesnéracées.....	197
5. Bignoniacées	199
Genre <i>Catalpa</i>	200
Conclusions.....	202
6. Plantaginacées	204
Genre <i>Plantago</i>	205
Conclusions.....	208
7. Loganiacées	210
Genre <i>Buddleia</i>	210
Conclusions.....	213
III. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	215
1. Formations haustoriales.....	215
2. Tégument ovulaire et tapis.....	222
3. Albumen proprement dit.....	224
4. Embryon.....	227
IV. — RÉSUMÉ.....	229
BIBLIOGRAPHIE.....	231

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Parthénogenèse et apogamie chez les Angiospermes

Vu et approuvé :

Paris, le 16 mai 1942.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. MONTEL.

Vu et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

GILBERT GIDEL.

